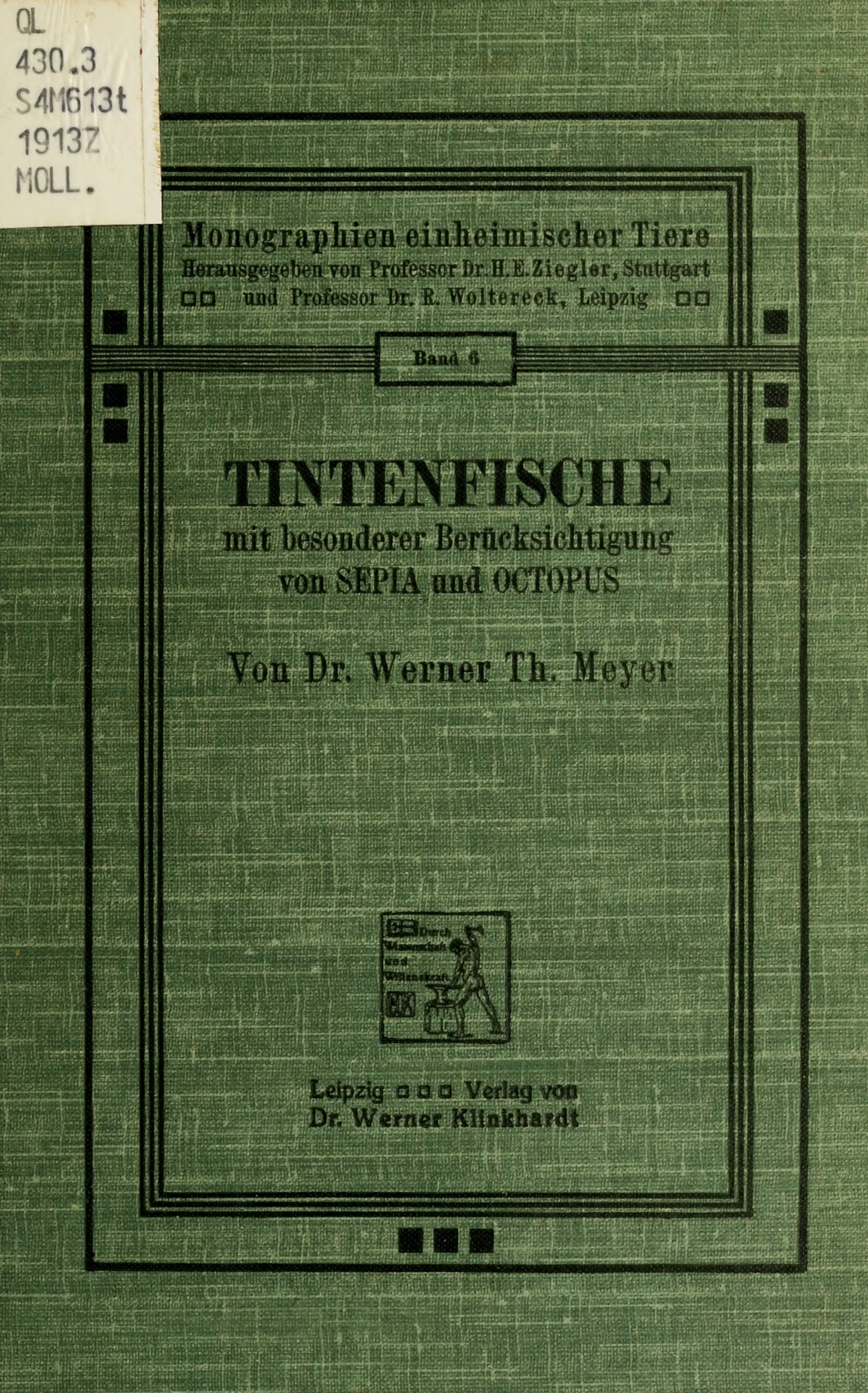


Monographien einheimischer Tiere
Herausgegeben von Professor Dr. H. E. Ziegler, Stuttgart
und Professor Dr. R. Woltereck, Leipzig

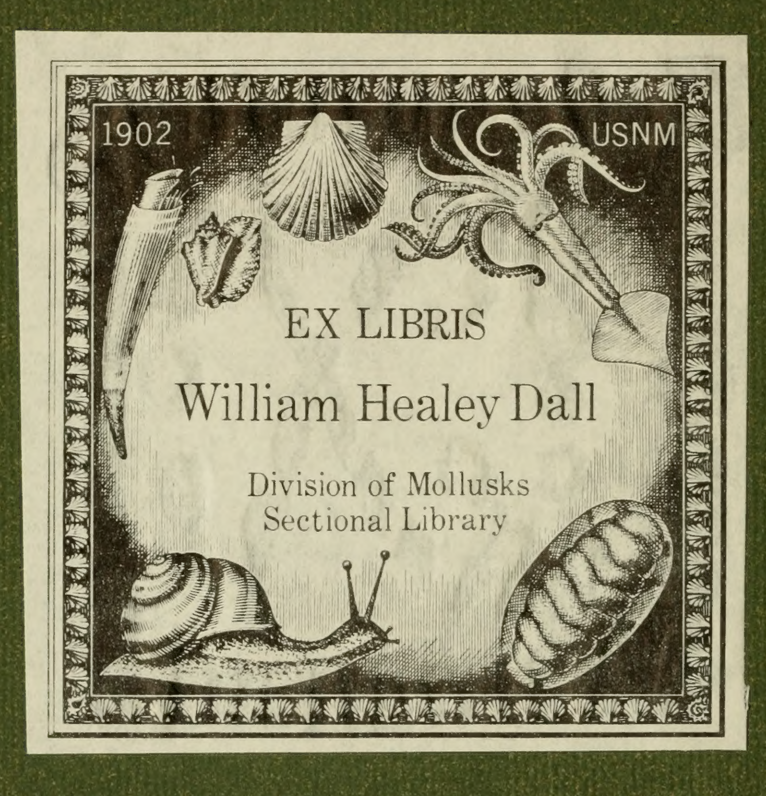
Band 6

TINTENFISCHE

mit besonderer Berücksichtigung von SEPIA und OCTOPUS

Von Dr. Werner Th. Meyer

Leipzig ▫▫▫ Verlag von Dr. Werner Klinkhardt


1902
USNM
EX LIBRIS
William Healey Dall
Division of Mollusks
Sectional Library

1134

(8.40 h)

5.

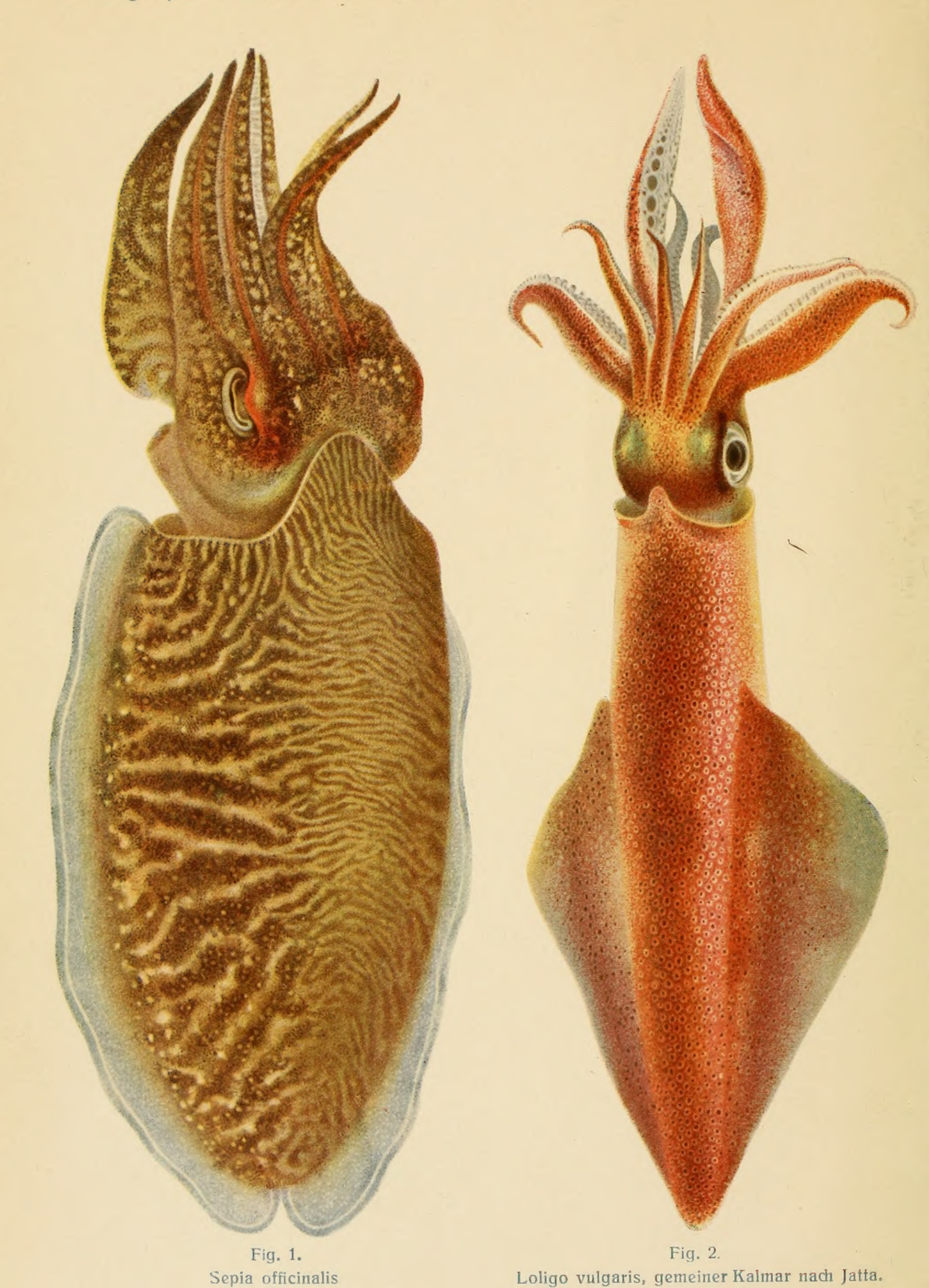


Fig. 1.
Sepia officinalis

Fig. 2.
Loligo vulgaris, gemeiner Kalmar nach Jatta.

Verlag von Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig.

J. Meyer

Monographien einheimischer Tiere
Herausgegeben von
Prof. Dr. H. E. Ziegler, Stuttgart, und Prof. Dr. R. Woltereck, Leipzig
Band 6

TINTENFISCHE

mit besonderer Berücksichtigung von SEPIA und OCTOPUS

Von

Dr. Werner Th. Meyer
in Hamburg

Mit einer farbigen Tafel und 81 Abbildungen im Text

Locarno - Monti
22. II. 19.



Leipzig 1913
Verlag von Dr. Werner Klinkhardt



Druck von Julius Klinkhardt, Leipzig.

Meinen Eltern

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die Tintenfische oder Cephalopoden bilden unter den Weichtieren oder Mollusken die höchstorganisierte Klasse. Der deutsche Name leitet sich von dem fischähnlichen, spindelförmigen Körper her und von der Gewohnheit, sich der Sicht des Feindes durch das Ausblasen einer tintenschwarzen Flüssigkeit zu entziehen. Der wissenschaftliche Name Cephalopoda, zu deutsch Kopffüßler, drückt aus, daß an dem Kopf Füße oder Arme stehen, lange, oft mit Saugnäpfen besetzte Körperanhänge, die den Tieren ihr eigenartiges Aussehen geben.

Die Tintenfische sind Meerestiere und bevölkern in reicher Fülle der Arten und der Individuen die Hochsee und die Klippen und Sände der Küste; auch in der Tiefsee fehlen sie nicht; die Meeresforschungen haben uns in den letzten Jahrzehnten eine Mannigfaltigkeit abenteuerlicher Formen geschenkt.

Die Ahnen der Tintenfische lassen sich bis in die ältesten Versteinerungen führenden Erdschichten nachweisen; denn wir finden vom Cabrium ab ihre gekammerten, schön geformten Schalen, zu denen sich im Mesozoikum die als Donnerkeile bekannten Reste nackter Formen gesellen.

In der Jetztzeit sind die beschalten Tintenfische auf einige Tropenmeere beschränkt; im Haushalt der Meere sind sie von nackten abgelöst worden.

In der Ostsee kommen keine Tintenfische vor, wohl aber in der Nordsee. Zahlreicher finden sie sich an den französischen und englischen Küsten und im Mittelmeer; hier sind eigentlich die Orte für ein Studium dieser Tiere in Europa.

Ein Wort zur Auswahl des Stoffes. Nach reiflichem Über-

legen hat sich der Verfasser dazu entschlossen, je einen Vertreter der Gruppen der achtfüßigen und der zehnfüßigen zu behandeln, nämlich die Sepia und den Octopus, zu deutsch Pulp oder Krake, und zwar in der Weise, daß zwar nur die eine Form beschrieben wird, daß aber in Figuren und Text auf Abweichungen hingewiesen wird. Außerdem sind für die biologisch so interessante Frage der Leuchtorgane u. a. noch ferner stehende Formen herangezogen worden, um der Mannigfaltigkeit in Bau und Leben dieser Tierklasse gerecht zu werden.

Der Verfasser bittet um Nachsicht, wenn seine Arbeit darum nicht den Beifall aller finden sollte.

1. Kapitel.

Körperform und äußere Gliederung.

Der zweiseitig-symmetrische Körper der Tintenfische gliedert sich in Kopf und Rumpf; an jenem sitzen die Arme im Kreise, der Mund und die Augen. Der Rumpf trägt oft ein Paar mehr oder minder entwickelter Flossen. Kopf und Rumpf sind durch eine Furche voneinander getrennt, die sich in eine auf der Bauchseite gelegene Höhle, die Mantelhöhle, öffnet. Sie wird von dem Mantel umschlossen, der auf der Rückenseite dem Rumpf fest anliegt, auf der Bauchseite sich vom Rumpfe loslöst und so die weite Mantelhöhle bildet. Aus der Mantelhöhle ragt vorn der Trichter heraus, ein sich nach hinten erweiterndes Rohr.

Bezüglich der Aufstellung des Körpers eines Tintenfisches ist für die folgende Darstellung an der natürlichen, d. h. von dem lebenden Tiere eingenommenen Lage festgehalten. Gemäß dieser Lage befindet sich der Kopf vorne, die Mantelhöhle und der Trichter auf der Bauchseite. Das dem Kopfe abgewandte Ende ist das Hinterende. Es mag bemerkt werden, daß Gründe aus der Entwicklungs- und Stammesgeschichte für eine abweichende Aufstellung sprechen, doch halte ich eine Orientierung nach den Lebensgewohnheiten des Tieres für angebracht. Dem Kopf verleihen die Augen und die Arme sein charakteristisches Aussehen. Die Augen sitzen zu beiden Seiten und bewirken bei ihrer bedeutenden Größe eine Vorwölbung des Umrisses. Die Arme sitzen vor den Augen auf gemeinschaftlicher Basis und verändern je nach ihrer Haltung das Aussehen des Tieres recht beträchtlich.

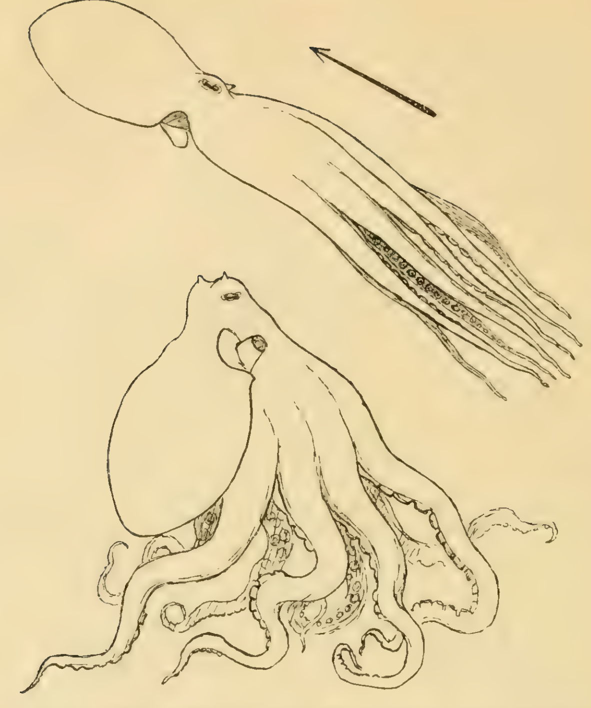


Fig. 1. Octopus (Pulp, Krake), nach Merculiano unten sitzend, oben schwimmend in der Richtung des Pfeiles.

Ihre Zahl beträgt 10 oder 8, danach unterscheidet man die Zehnarmigen oder Dekapodiden von den Achtarmigen oder Oktopodiden. Die Angabe ihrer Länge ist bei Größenmessungen zwecks Vergleichung verschiedener Arten und Stücke verschiedenen Alters unerläßlich. Auf der Innenseite sind sie mit Saugnäpfen besetzt, deren Anordnung und Größe von Art zu Art wechselt. Im Mittelpunkt des von den Armen gebildeten Trichters liegt der Mund, umgeben von der Buccalhaut und den Lippen (Fig. 2). — Hinter den Augen verschmälert sich der Kopf halsartig in den Rumpf. Der Rumpf besitzt bei den Arten mit einem Schulp eine feste Form von in Zentimetern und Millimetern angebbarer Länge. Seine Rückenseite ist gewölbt,

die Bauchseite flacher, das Hinterende bei schwimmenden Formen zugespitzt, bei kriechenden abgerundet.

Der Vorderrand des Mantels springt bei den Zehnarmigen an den drei Mantelecken vor, von denen die größere im Nacken, zwei kleinere auf der Bauchseite rechts und links vom Trichter liegen.

Die Mantelhöhle reicht ungefähr bis zwei Drittel der Rumpflänge nach hinten und wird unten vom Mantel, vorne vom

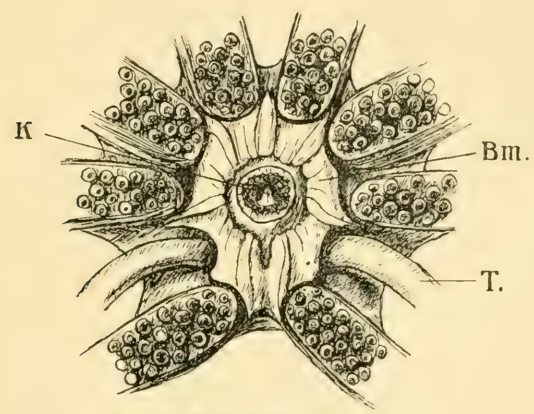


Fig. 2. Mundtrichter von Sepia.
Bm. Buccalmembran. K Kiefer. T. Fangarme.

Trichter und von einem kragenartigen Muskelwulst, oben vom Eingeweidesack begrenzt (Fig. 3). Auf der unteren, freien Trichterwand liegen bei den Zehnarmigen, z. B. bei Sepia, rechts und links je eine grubenartige, glatt polierte Vertiefung, in die zwei Knöpfe auf der Innenseite des Mantels passen: der vordere Schließapparat des Mantels (Fig. 3, S_1 S_2). Ein ähnlicher Verschluß liegt im Nacken; der Nackenknorpel am Halse, eine rechts und links nach hinten bogig verstreichende Knorpelplatte mit einem First in der Mitte; sie fügt sich in die Furche einer ähnlichen Platte des Mantels (Fig. 6). Diese Vorrichtungen fehlen den meisten Octopodiden.

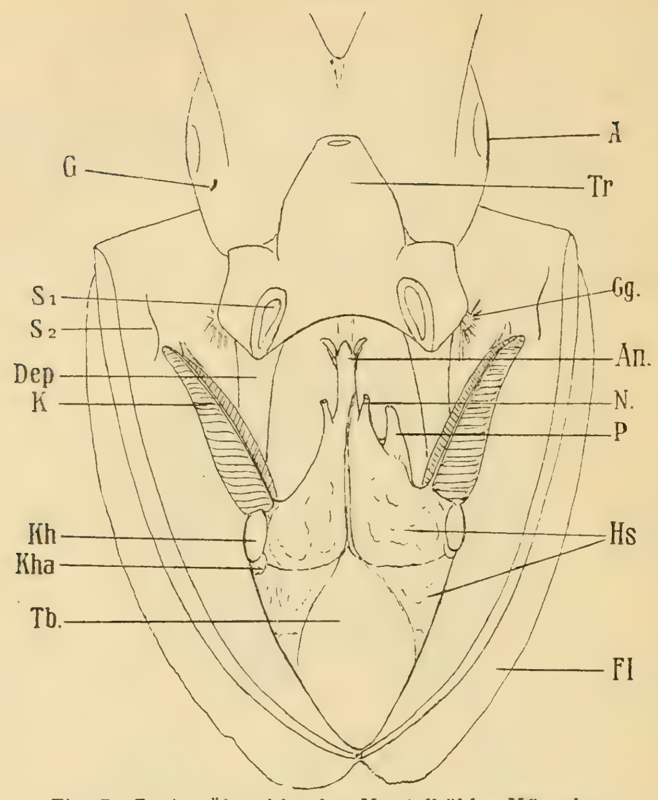


Fig. 3. Sepia, Übersicht der Mantelhöhle, Männchen.
A Auge. An. After. Dep Depressor des Trichters. G Riechgrube. Gg. Stellarganglion. Fl Flosse. Hs Harnsack. K Kieme. Kh Kiemenherz. Kha Kiemenherzanhang. N. Nierenpapille. P Penis. S_1, S_2 Vorderer Mantelverschluß, Grube S_1 und Zapfen S_2 Tb. Tintenbeutel. Tr Trichter.

In den Trichter ragt der mit Afterklappen versehene Enddarm hinein (Fig. 3, An); neben ihm liegen weiter nach hinten die Nierenpapillen (Fig. 3, N). Unter ihm wird die große Kopfvene sichtbar, rechts von ihm der sich nach hinten erweiternde Ausführungsgang des Tintenbeutels, an seiner schwarzen Färbung kenntlich (Fig. 3, Tb). Die beiden kräftigen Muskelsäulen, die unter dem Trichter erscheinen, sind die Herabzieher des Trichters (Fig. Dep.), neben ihnen liegen an den Seiten des Eingeweidesackes die

federähnlichen Kiemen (Fig. K); sie sind mit einem Bande an der Mantelinnenseite befestigt. An ihrem Grunde schimmern die Kiemenherzen durch die Bauchwand hindurch (Fig. Kh).

Beim Sepia-Weibchen ist die Bauchwand zwischen Tintenbeutel, Kiemenherzen und Nierenpapillen von drei Drüsen eingenommen, einer vorderen dreilappigen, oft orangerot gefärbten, und zwei hinteren; es sind dies die zu dem weiblichen Geschlechtsapparat gehörenden Nidamentaldrüsen (Kap. 8).

Der Eileiter bzw. Penis sitzt links zwischen Kieme und Enddarm. Bei den Achtarmigen sind zwei Eileiter vorhanden, deren Mündungen vor den Nierenpapillen liegen (Fig. 3, P).

In der Brunstzeit verdecken die umfangreichen Eier der Zehnarmigen den Tintenbeutel, der für gewöhnlich erst sichtbar wird, wenn man den Mantel bis zum Hinterende aufschneidet.

Auf der Innenwand des Trichterrohres liegen die Drüsenplatten des Trichterorganes, die mit der Fußdrüse anderer Mollusken in Beziehung gebracht werden. Sie haben eine für die einzelnen Gattungen der Cephalopoden charakteristische Form und bestehen bei Sepia aus vier einzelnen Stücken, bei Octopus aus einem zickzackförmig wie ein W auf- und absteigenden Bande.

Der Trichter der Zehnarmigen wird durch die auf der Rückwand des Rohres sitzende Trichterklappe gegen von der äußeren Mündung einströmendes Wasser verschlossen; sie fehlt den Achtarmigen.

2. Kapitel.

Die Haut und ihre besonderen Differenzierungen.

Die Haut besteht aus der Oberhaut (Epidermis) und der Unterhaut (Cutis); jene ist ein einschichtiges Zylinderepithel mit eingestreuten Schleimzellen. Die Cutis besteht aus mehreren Schichten: unter der Epidermis liegt eine Bindegewebelage, von den tieferen Partien durch eine homogene Platte getrennt; ihr folgt die Schicht der Chromatophoren, dann die der Iridozyten. Den Abschluß bildet Bindegewebe mit sich kreuzenden Muskelzügen. Die Chromatophoren und die Iridozyten verdienen eine ausführlichere Besprechung; jene rufen das stets wechselnde Farbenspiel der Tintenfische auf dem von den Iridozyten gelieferten milchweißen Grunde hervor.

Die Chromatophoren liegen in zwei Schichten übereinander, die oberen sind rotbraun, die unteren gelb gefärbt. Die größten Chromatophoren finden sich beim Kalmar (Loligo), die von Octopus sind bedeutend kleiner, aber auch entsprechend zahlreicher. Dieser Unterschied ist insofern von Bedeutung, als mit einer großen Anzahl kleiner Farbelemente eine feinere Abstufung der Färbung zu erreichen ist. Die Chromatophore besteht aus einem rundlichen, flachen Zelleibe, der in der Fläche des größten Durchmessers von einem Strahlenkranze umgeben ist. Ein Pigmentsäckchen nimmt den Zelleib ein, zwischen ihm und der Wand liegt der Zentralkern der Chromatophore, je ein kleiner Kern an der Basis der Strahlen, die durch feine Fibrillen längsgestreift sind (Fig. 4). Diese Strahlen stellen ebenso viele Muskeln dar, deren Kontraktion die Chromatophore abflacht, sie expandiert,

während die Retraktion durch die Elastizität der gespannten Zellwand selbst hervorgerufen wird. Ein feines Nervennetz, dessen Maschen sich um die Radiärfasern schlingen, vervollständigt den Apparat des Farbenspieles.

Aus der Entwicklungsgeschichte ergibt sich, daß der komplizierte Bau der Chromatophore aus einer einzigen Zelle hervorgeht, und zwar aus Bindegewebezellen der Unterhaut. Die fast

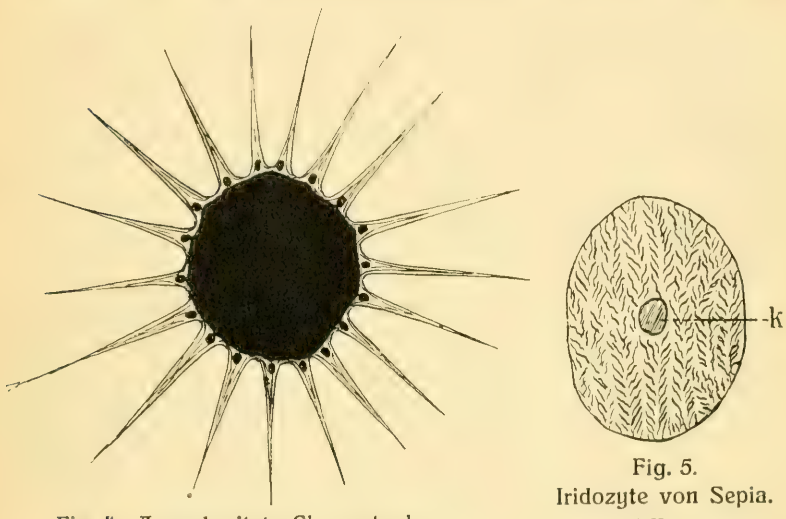


Fig. 4. Ausgebreitete Chromatophore.

Fig. 5. Iridozyte von Sepia. K Kern.

durchsichtigen Cephalopoden der Tiefsee mit ihrer gallertig aufverquollenen Haut lieferten bequeme Untersuchungsobjekte, deren Ergebnisse wir wohl auch für die uns beschäftigenden Formen verwenden dürfen.

Diese Bindegewebezellen vergrößern sich und verästeln sich durch Aussendung von Pseudopodien, in denen sich wie um den Zelleib selbst kontraktile Substanz ausscheidet. Durch direkte Kernteilung wächst die Zahl der Kerne, unter denen einer durch seine besondere Größe auffällt, der Zentralkern. Im Zelleibe tritt gelblich-rotes, grobkörniges Pigment auf, und gleichzeitig rücken die überzähligen Kerne an die Peripherie, um allmählich in die

Basis der zu Radiärfasern ausgewachsenen Pseudopodien einzutreten, je einer in eine Faser. Der Zentralkern der Chromatophore bleibt im Innern liegen und wird der Beobachtung durch das dichter und feinkörniger werdende Pigment entzogen. Allmählich nähert sich die Chromatophore der endgültigen Gestalt, indem sie sich abplattet, die Radiärfasern sich verlängern und das Pigment bis an die randlichen Kerne vordringt.

Die Iridozyten oder Flitterzellen sind durch gegenseitigen Druck unregelmäßige, flache Zellen mit einem zentralen Kern; sie enthalten feine Flitter oder Körnchen, die Iridosomen, die durch Spiegelung und Beugung des auffallenden Lichtes den milchigen Glanz der Haut, entsprechend den Wirkungen dünner Blättchen, hervorrufen. Auch ihre Größe wechselt von Art zu Art wie die der Chromatophoren (Fig. 5). Bei Octopus sind sie verzweigt und verfilzen sich mit den Ausläufern zu einer dichten Lage.

Über die chemische Zugehörigkeit der Pigmente, über die Zahl der auftretenden Farbtöne sind wir leider durchaus nicht unterrichtet, und es ist daher nicht möglich, die physikalischen Bedingungen der verschiedenen Färbungen anzugeben. So viel ist sicher, daß die unter den Chromatophoren ausgebreitete Schicht der Iridozyten als spiegelnder Hintergrund eine wichtige Rolle spielt.

Sind alle Chromatophoren einer Hautstelle kontrahiert, so schimmert diese Stelle in einem milchigen, etwas opaleszierendem Weiß; expandiert sich die Chromatophore, so beeinflußt sie mit wachsendem Durchmesser die Färbung, wobei aber die Iridozyten ihrerseits durch Interferenz des sie treffenden und von ihnen reflektierten Lichtes modifizierend einwirken.

Die Farben der ausgebreiteten Chromatophoren sind beim Pulp dunkelbraun und hellgelb, der zusammengezogenen schwarz und dunkelgelb; die entsprechenden Farben bei Sepia sind rostfarben — schwarz; beim Kalmar braungelb und purpurrot — dunkelbraun und dunkelviolett.

3. Kapitel.

Das Skelett.

Eine äußere Schale, ein Außenskelett wie die Schale der Muscheln und Schnecken kommt nur noch bei Nautilus, dem Schiffsboot, vor; bei allen anderen Tintenfischen ist das entsprechende Organ vom Mantel umwachsen und zu einer inneren Schale, dem Schulp, geworden oder zu unbeträchtlichen Spangen verkümmert.

Das Innenskelett von Sepia besteht aus den folgenden, nicht zusammenhängenden Teilen: aus dem Schulp, der Schädelkapsel für Gehirn, Augen und Gleichgewichtsorgane, aus den Mantelschließ-, Arm- und Flossenknorpeln, deren Anordnung Fig. 6 zeigt.

Die Schädelkapsel (Fig. 7) besteht aus der Kapsel der Gleichgewichtsorgane und den mit ihr bauchseitig verwachsenen, schüsselförmigen Augenknorpeln; eine Knorpelplatte zwischen den letzteren bildet mit den genannten Teilen eine vorn und hinten offene Kapsel für das Gehirn, durch die auch Speiseröhre und Hauptblutgefäße hindurchziehen. An der Vorderseite der Augenknorpel sitzen rechts und links die beiden Spangen des Trochlearknorpels (Fig. Tk.). Der dreizinkige Armknorpel dient zum Ansatz der Armmuskeln, die flachen Streifen der Flossenknorpel längs des Rumpfes zum Ansatz der Flossen; der rhombische Trichterknorpel liegt in der Bauchwand des Eingeweidesackes hinter dem Trichter.

Diese Knorpel fehlen bei Octopus, ebenso die schon er-

wähnten Knorpel der Mantelverschlüsse; dagegen ist eine Schädelkapsel von ähnlicher Form wie bei Sepia vorhanden.

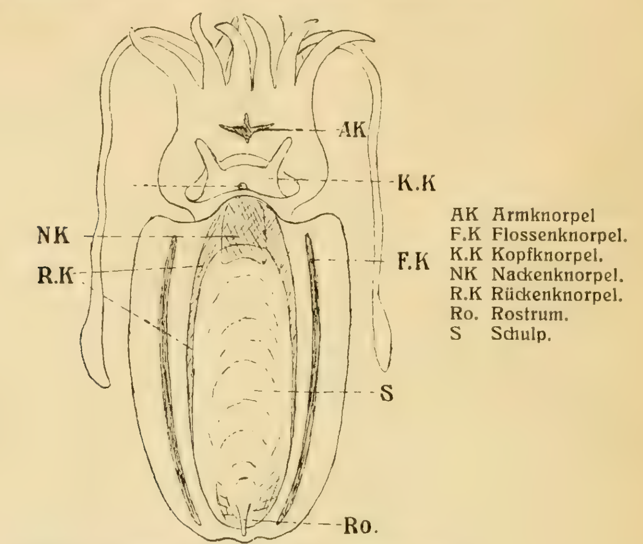


Fig. 6. Skelett von Sepia nach Bütschli.

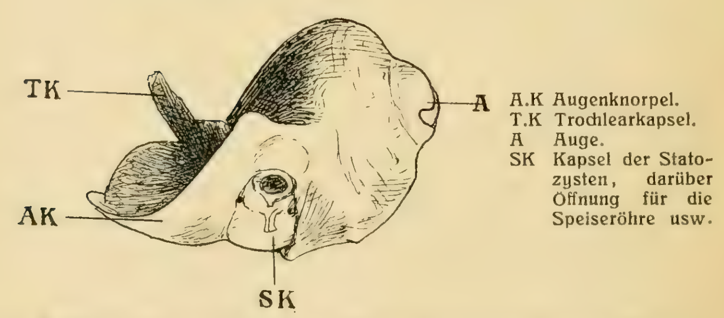


Fig. 7. Kopfknorpel von Sepia von hinten, links das Auge entfernt.

Alle Knorpel sind echte bindegewebige Skelettstücke mit Knorpelkapseln und hyaliner Grundsubstanz, zum Unterschied von dem Schulp, der zu den kutikularen Skelettstücken gehört, die von der Drüsenwand eines Sackes ausgeschieden werden.

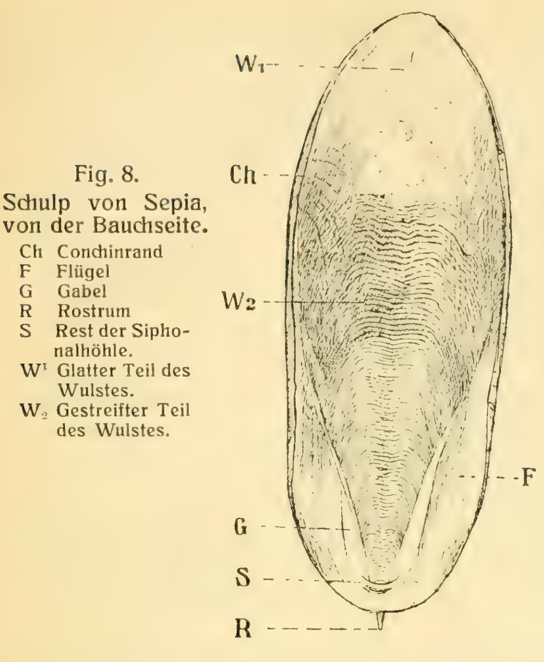


Fig. 8.
Schulp von Sepia, von der Bauchseite.
Ch Conchinrand
F Flügel
G Gabel
R Rostrum
S Rest der Siphonalhöhle.
W¹ Glatter Teil des Wulstes.
W₂ Gestreifter Teil des Wulstes.


Fig. 9. Längsschliff durch die Schale von Sepia officinalis nach Appellöf aus Lang.

1 Rückenschild. 2 Dornhülle. 3 Rostrum. 4 Gabel. 5 Siphonalraum. 6 Freigespannte Konchinblätter. 7 Septum des Wulstes. 8. Wulst. 9. Pfeiler. 10. Letzgebildetes Septum.

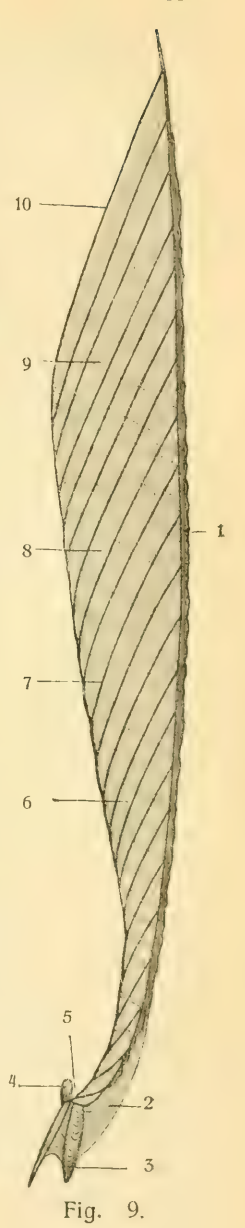


Fig. 9.

Der Schulp der Sepia, eine runde bis elliptische Platte von fast derselben Länge wie der Rumpf, liegt unmittelbar unter der Rückenhaut. Das vordere Ende ist spitzer als das in seinem Endteile etwas verbreiterte Hinterende. Die Rückenseite ist schwach gewölbt und trägt kleine Kalkhöckerchen in nach hinten offenen, konzentrischen Kurven angeordnet; kurz vor dem Hinterende springt ein spitzer Fortsatz vor, das sog. Rostrum oder der Dorn (Fig. 8). In der Mitte zieht eine nach hinten schmäler werdende,

zu beiden Seiten von einer flachen Furche umgebene Erhebung. Der Rand der Rückenplatte besteht aus unverkalktem, durchsichtigem und biegsamem Konchin, der dem Chitin nahestehenden organischen Grundmasse auch der verkalkten Teile (Fig. 8). Am hinteren Ende liegt über der kalkigen Rückenplatte noch ein tütenartiger, durchsichtiger Konchinüberzug, die Dornhülle (Fig. 9). Die Ventralseite zeigt in der Mitte den vorn gewölbten, hinten hohlen Wulst (Fig. 8). Der gewölbte Abschnitt ist glatt, der hohle bekommt durch in nach hinten offenem Bogen verlaufende Wellenlinien ein gestreiftes Aussehen. Der Wulst verschmälert sich am Hinterende griffartig und wird zu beiden Seiten von Leisten umgeben, die sich hinten vereinigen, sich etwas vorwölben und so eine kleine Grube oder Höhle bilden (Fig. 8). Diese Doppelleiste heißt die Gabel, die Höhle die Siphonalhöhle; sie werden von der dreischichtigen Rückenplatte wie durch Flügel umrandet. Ein Längsschnitt durch den Schulp zeigt, daß der Wulst aus einzelnen schräg übereinander gelagerten Kalkblättchen (Septen) besteht, die durch Hohlräume voneinander getrennt sind. Das oberste Blatt ist das jüngste und liegt bei der Ansicht von der Unterseite frei da als der glatte, vordere Teil des Wulstes (Fig. W_1). Die übrigen Blätter decken sich gegenseitig in der Weise, daß nur die hinteren, unteren Ränder hervortreten; diese Ränder geben dem Wulst die Querstreifung. „Die luftgefüllten Räume zwischen je zwei Kalkblättern sind von feinen Konchinblättern durchzogen und werden außerdem von vielen senkrecht von Kalkblatt zu Kalkblatt ziehenden Kalkpfeilern durchsetzt, die auf der Rückenplatte aufsitzen und die Festigkeit des Schulpes erhöhen (Fig. 9).

Durch die gasgefüllten Kammern wird das Gewicht des Schulpes bedeutend verringert, daher er auf dem Wasser schwimmt. Dem Tier erleichtert er das Schweben im Wasser und die Rückkehr in die normale Körperhaltung.

Dorn und Gabel sind konzentrisch geschichtet.

Das postembryonale Wachstum des Schulpes geschieht auf folgende Weise: Der Schulp liegt in einem besonderen „Schalen-

sack"; seine Auskleidung scheidet auf der Unterseite Konchin ab, in das periodisch Kalk eingelagert wird. Diese Kalkschichten stellen die einzelnen Blätter des Wulstes dar, zwischen denen das Konchin sich unter Lufteintritt zerklüftet. Nur an den Stellen, wo die Pfeiler stehen, hört die Kalkeinlagerung nie auf, so daß

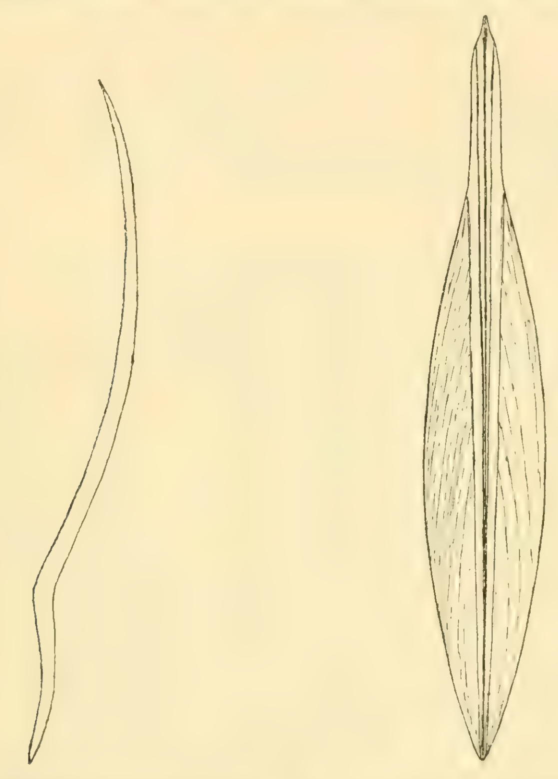


Fig. 10. Mantelspange von Octopus nach Iatta.

Fig. 11, Glaudis vom Kalmar (Loligo) nach Iatta.

diese Blätter und Hohlräume zusammenhängend durchziehen. Die Rückenplatte wird von dem Rückenblatt des Schalensackes gebildet und wächst vor allem am Rande in die Breite, wenig in die Höhe. Dorn und Gabel werden von den ihnen anliegenden Teilen des Schalensackes abgelagert.

Der Schulp der übrigen Cephalopoden, der sogenannte Gladius, ist wesentlich einfacher gebaut und besteht nur aus schwert- oder dolchartiger Konchinplatte mit aufgebogenen Rändern, die ebenfalls in einem Schalensack liegt.

Ihm entsprechen bei Octopus die beiden Mantelspangen, die in der Rückenmuskulatur des Mantels rechts und links versteckt liegen, mit schräg nach außen gebogenen Vorderenden (Fig. 10). Auch sie sind Kutikularbildungen, werden von der Drüsenauskleidung, der matrix des Schalensackes ausgeschieden und zeigen ebenfalls einen durch die Anlagerung neuer Schichten entstandenen konzentrischen Bau.

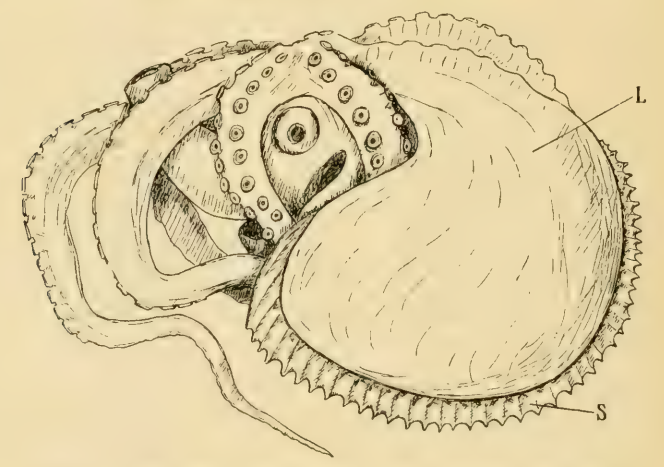


Fig. 12. Argonauta, Weibchen in der Schale, nach Iatta.
L Schalenbildender Armlappen. S Schalenrand.

Die Schale des Argonautaweibchens ist dagegen eine Bildung eigener Art, durchaus nicht mit der unten zu erwähnenden äußeren Schale des Nautilus oder der Ammoniten verwandt (Fig. 12). Sie wird vielmehr von der Haut zweier, lappenartig verbreiterter Rückenarme ausgeschieden und dient u. a. auch als Brutraum für die Eier.

4. Kapitel.

Die Muskulatur.

Die einzelne Muskelfaser ist eine einkernige, oft bandförmig abgeplattete Zelle mit einem protoplasmahaltigen Hohlraum und einer Rinde aus feinen Fibrillen. Die einzelnen Fibrillen sind, wie geeignete Präparate, z. B. Fasern der Herzmuskulatur, zeigen, quergestreift, d. h. sie lassen eine regelmäßige Zusammensetzung aus stärker und schwächer färbbaren Zonen erkennen. Liegen die entsprechenden Zonen aller Fibrillen in gleicher Höhe, so entstehen quergestreifte Muskelfasern; staffelförmiges Voreinanderrücken entsprechender Zonen bewirkt Schrägstreifung, die bei schachbrettähnlicher Anordnung in eine doppelte Streifung übergeht (Fig. 13). In der Körpermuskulatur ist diese Zeichnung nicht so gut erkennbar, nur an den langen Fangarmen der Sepia und des Kalmar lassen sich quergestreifte Fasern beobachten.

Bei der geringen Entwicklung des Skelettes ist die Muskulatur für die Form des Tieres bestimmend; es ist daher auffällig, wie trotz der fehlenden Stützsubstanzen rein aus Muskeln aufgebaute Gebilde, wie z. B. die Arme, in Formbeständigkeit und Festigkeit durchaus nicht hinter den mit einem Achsenskelett gestützten Gliedmaßen der Wirbeltiere zurückstehen, in ihrer Beweglichkeit sie sogar übertreffen. Die Muskeln verteilen sich auf den Mantel, den Trichter mit den ihn dirigierenden An- und Abziehern, die Arme und die Flossen, ferner auf die Verbindungen zwischen Kopf und Eingeweidesack.

Der Mantel besteht aus mehreren Lagen von Ring- und Längsmuskelfasern. Die Längsmuskelfasern liegen außen und innen, die Ringfasern in dicker Schicht dazwischen, senkrecht durchsetzt von Querfasern, die Außen- und Innenseite des Mantels verbinden. Die Einlagerung des Schulpes im Rücken von Sepia

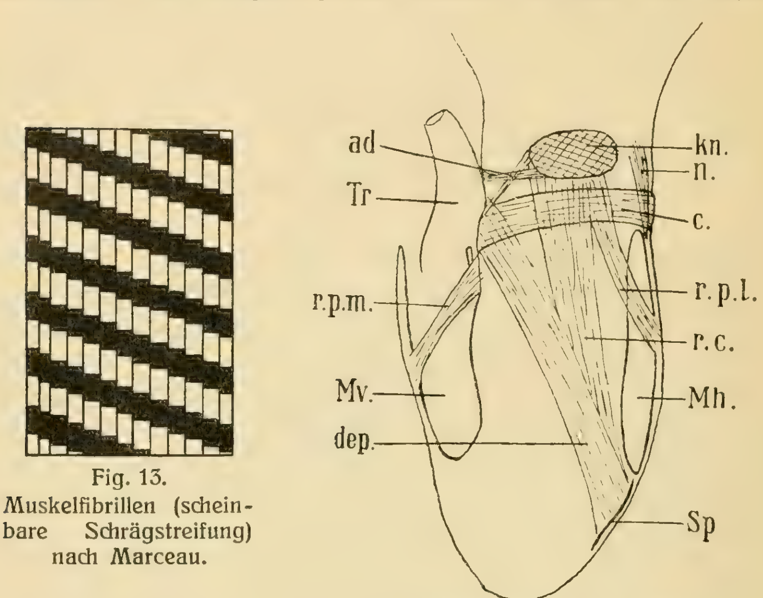


Fig. 13. Muskelfibrillen (scheinbare Schrägstreifung) nach Marceau.

Fig. 14. Muskelschema von Octopus.
kn. Kopfknorpel. Mv., Mh. Vorderer und hinterer Teil der Mantelhöhle. Sp Mantelspange. Tr Trichter. ad Adduktoren (Anzieher) des Trichters. c. musc. collaris, Kragenmuskel. dep. Depressor (Herabzieher) des Trichters. n. musc. nuchalis, Nackenmuskel. r.p.l. seitlicher Retraktor des Mantels. r.p.m. mittlerer Retraktor des Mantels. r.c. Retraktor (Rückzieher) des Kopfes.

macht hier eine stärkere Ausbildung der Rückenmuskulatur unnötig; der Schulp ist daher nur von einer dünnen Haut überzogen, bietet aber dafür für die Seitenteile des Mantels einen festen Ansatz. Die dünnen Konchinspangen der anderen Formen sind auf Verlauf und Stärke der Muskelfasern ziemlich ohne Einfluß.

Die Wand des Trichters setzt sich ebenfalls aus Ring- und Längsfasern zusammen; die an seiner Rückenwand sitzende

Trichterklappe der Zehnarmigen wurde schon oben erwähnt; sie verhindert das Einströmen des Wassers durch die außerdem noch mit einem kräftigen Schließmuskel versehene vordere Öffnung.

Die rückwärtige Verbindung von Rumpf und Trichter stellen die beiden rechts und links vom Enddarm gelegenen Muskelsäulen der Herabzieher des Trichters, depressores infundibuli, her (Fig. 3); sie springen pfeilerartig in die Mantelhöhle vor, verflachen sich aber nach hinten und verstärken zusammen mit den vom Kopfknorpel nach hinten ziehenden Rückziehern des Kopfes, retractores capitis, die Wand des Eingeweidesackes zu einer muskulösen Kapsel, die als ein unvollständig geschlossener Muskelsack in die Mantelhöhle hineinhängt. Ein großer Teil der Fasern beider Muskeln strahlt dann in die Seiten des Mantels über und vereinigt so Kopf, Trichter und Mantel zu einem Ganzen.

Beim Pulp ist der Eingeweidesack, auch Leberkapsel genannt, insofern selbständiger geworden, als auch am Rücken Mantel und Kapsel durch die sich rückwärts vorschiebende Mantelhöhle getrennt bleiben (Fig. 14). Die notwendig gewordene festere Verbindung wird außer dem gemeinsamen Stamm der Depressores infundibuli und der als solche nicht deutlich erkennbaren retractores capitis durch zwei obere seitliche Rückzieher des Mantels, retractores pallii laterales, und einen bauchständigen mittleren Rückzieher, retractor pallii medianus, hergestellt (Fig. 14). Jene umhüllen den Mantelnerven, dieser teilt sich in zwei, den Enddarm und die große Hohlvene umschließende Blätter, die mit der Bauchwand der Leberkapsel verschmelzen. Der ventrale, freie Trichterrand setzt sich zu beiden Seiten nach dem Rücken in ein den Hals kragenartig umgebendes Muskelband fort, das bei Sepia (und bei allen Formen mit einem Schließapparat im Nacken) am Nackenknorpel ansetzt (Fig. 14). Dieser Kragenmuskel (musculus collaris) bildet einen unten offenen Gang, der auf der Bauchseite vom Trichter, auf der Rückenseite vom Nackenknorpel unterbrochen wird. Bei den Oktopoden geht der

Mantel kapuzenartig auf den Kopf über, ein Nackenschließapparat fehlt; das untere Blatt des Kragenmuskels verschmilzt im Nacken mit der Mantelmuskulatur, von der ein breitköpfiger Nackenmuskel, musculus nuchalis, zu den Wurzeln der Rückenarme überstrahlt.

Die Kontraktion der Depressores infundibuli richtet die Öffnung des Trichters nach unten und hinten; ihnen wirken entgegen die Aufrichter des Trichters, Adductores infundibuli, die von der Unterseite des Kopfknorpels in die obere Trichterwand

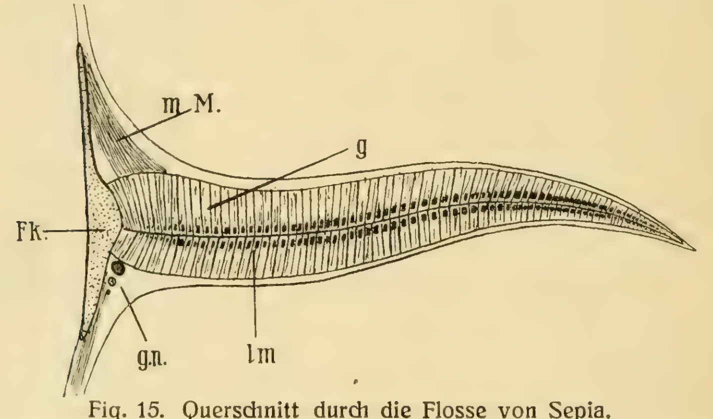


Fig. 15. Querschnitt durch die Flosse von Sepia.
Fk Flossenknorpel. g.n. Gefäße und Nerven. lm Längsmuskelfasern. g Querfasern m M. Verbindungsmuskeln zum Mantel.

ausstrahlen (Fig. 14). Es sind bei Sepia drei Paare, ein oberes, ein unteres und ein seitliches Paar; die ersten beiden entspringen in der Mitte des Kopfes und kreuzen sich, indem der obere schräg nach hinten, der untere schräg nach vorne zur Trichterwand zieht. Das seitliche Paar ist schwach und läuft von den Seiten des Kopfes in die Seitenteile des Trichters.

Auch hier sei auf das Verhalten beim Pulp hingewiesen, dessen Trichteradduktoren viel reicher, nämlich zu vier Paaren jederseits, entwickelt sind; zu den beiden inneren, die sich bei Sepia fanden, treten zwei äußere, von denen der obere vom vierten Armpaar in die Seitenwände des Trichters hinabzieht,

während der untere von der Leberkapsel unterhalb des Auges in die unteren Teile der Trichterwand streicht. Erwähnt sei noch eine Verbindung zwischen Augenrand und Oberrand des Kragenmuskels. Der schematische Längsschnitt (Fig. 14) orientiert im einzelnen über die Anordnung der genannten Muskeln.

Die Flosse von Sepia besteht aus einem dorsalen und einen ventralen Blatt von sich kreuzenden Fasern, die von oben nach unten, vom Flossenknorpel zum Flossenrand und in der Länge der Flosse von vorn nach hinten ziehen (Fig. 15). Auf der Rückenseite stellt ein breites Muskelband die Verbindung mit der Mantelmuskulatur her (Fig. m M.). Die Gefäße und die vom Stellarganglion stammenden Nerven ziehen auf der Unterseite.

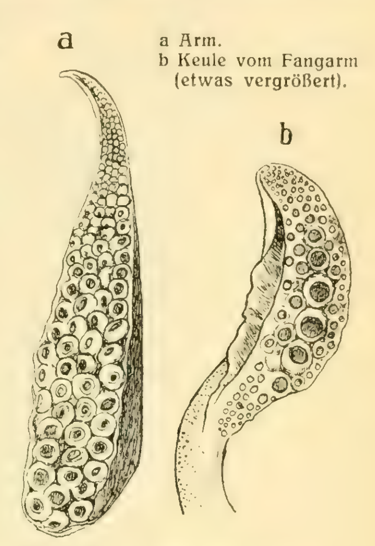


Fig. 16. Arme von Sepia.

Größer und breiter sind die Flossen der Hochseetintenfische, z. B. des Kalmar; sie sitzen an dem zugespitzten Hinterende und geben dem schlanken Körper ein elegantes pfeilähnliches Aussehen.

Die Arme der Tintenfische entschädigen mit einer Fülle der verschiedensten Muskeln für die Dürftigkeit der Körpermuskulatur; sie geben den Tieren ihr charakteristisches Aussehen und die wissenschaftliche Bezeichnung Kopffüßler. Nach der Zahl der Arme unterscheidet man die Achtfüßler oder Oktopoden mit acht unter einander gleichen Armen um den Mund, und die Zehnarmigen oder Dekapoden, die außer acht Armen noch zwei lange Fangarme besitzen zwischen dem dritten und vierten Arm jederseits, vom Rücken aus gezählt.

Vertreter der Achtfüßigen ist der Octopus, Pulp oder Krake, der Zehnfüßigen die Sepia und der Kalmar (Loligo).

An jedem Arme ist zu unterscheiden zwischen der Stammmuskulatur, den Saugnäpfen und den Verbindungen beider. Dazu kommen noch Muskelsäume am Arme, die an der Armwurzel zu einer Schwimmhaut verschmelzen können wie bei Octopus.

Die Saugnapfseite wird im folgenden als Unterseite bezeichnet.

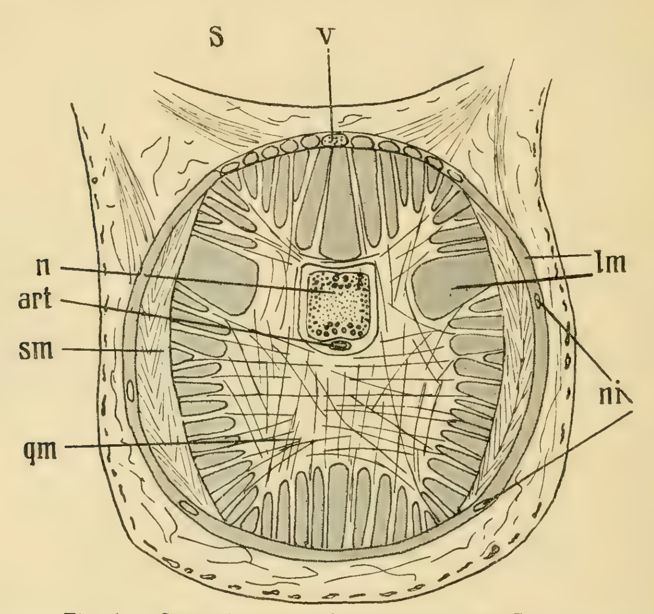


Fig. 17. Querschnitt durch den Arm von Sepia.
S Saugnapfseite (Unterseite). art Armarterie. n Armnerv. ni Längsnerven in der Muskulatur. v Armvenen. lm Längsmuskelbündel. qm Querbündel. sm Schrägbündel.

Der leicht herausschälbare Stamm setzt sich in regelmäßiger Weise aus Längs-, Quer- und Schrägmuskelbündeln zusammen, wie die Figuren 17 und 18 zeigen. In einer fast zentralen Höhle zieht der nervöse Achsenstrang durch den Arm von der Wurzel bis zur Spitze, auf seiner Oberseite die Armschlagader (Fig. art.). Bei manchen Tintenfischen der Hoch- und Tiefsee besteht der Stamm aus Gallertgewebe mit Muskelzügen. Hierdurch wird das Gewicht verringert und das Schweben erleichtert.

Die Saugnäpfe des Pulp stehen in zwei abwechselnden Reihen und haben die Form von kugeligen, dickwandigen Bechern mit gewölbtem Boden und breitem Rand. Sie bestehen aus strahligen Muskeln, deren Fasern senkrecht zur Becherwand

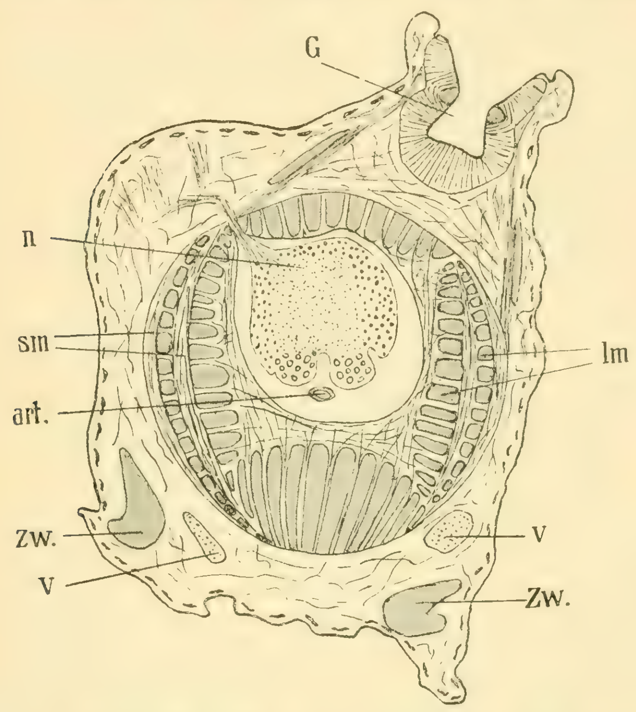


Fig. 18. Querschnitt durch den Arm von Octopus nach Guérin.
Zw Längsbündel der Schwimmhaut zwischen den Armen. Erklärungen s. Fig. 17.

stehen, aus meridionalen Fasern in der Außenwand von Rand und Becher und aus Ringfasern, die an der Öffnung, an der Einschnürung zwischen Rand und Becherraum besonders kräftig sind (Fig. 20, sph.).

Die Verbindung zwischen einer den Rand umgebenden Hautfalte und Saugnapf stellen radiäre Muskelzüge her (Fig. 19). Je vier Muskelbündel, die einerseits außen am Saugnapf, in der

Furche zwischen Wand und Becher, andererseits seitlich am Muskelstamm des Armes inserieren, besorgen die Bewegungen des Saugnapfes nach vorn, nach hinten und den Seiten; sie werden durch einen Gurt von Ringfasern zusammengehalten, deren Kontraktion den Saugnapf vorschiebt (Fig. 20, mr).

Das Epithel des Saugnapfrandes scheidet beim Pulp eine derbe, warzige Kutikula ab; sie erreicht bei den Zehnarmigen eine besondere Mächtigkeit in Form eines für die einzelnen Formen charakteristisch gezähnten Konchinringes (Fig. 21).

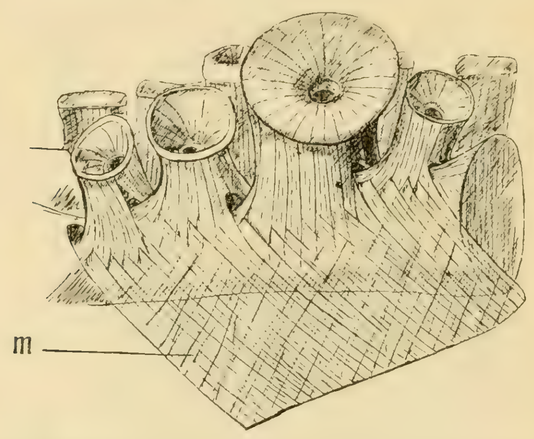


Fig. 19. Muskulatur der Saugnäpfe von Octopus nach Guérin.
m Muskelhaut zwischen den Armen.

Die Saugnäpfe der genannten Gruppe unterscheiden sich von denen der Achtarmigen ferner durch die Vereinigung der schwächeren Muskeln zwischen Arm und Napf zu einem Stiel, der den Saugnapf trägt (Fig. 21). Sie stehen scheinbar in vier, in Wirklichkeit in zweimal zwei alternierenden Reihen, wie aus der Anordnung der zugehörigen Ganglien des Armnerven hervorgeht.

Dem physiologischen Teile vorgreifend, sei schon an dieser Stelle auf die Funktion der Saugnäpfe eingegangen. Ein bekanntes Spielzeug ist das Saugleder, eine Lederscheibe mit einer Schnur durch die Mitte. Das feuchte Leder wird an eine Unter-

lage gedrückt: Der an der Schnur ziehenden Hand gelingt es nur unter großer Anstrengung, dies Leder abzureißen, das durch den Druck der äußeren Luft auf den entstehenden luftleeren Raum festgehalten wird. Derselbe Vorgang findet beim Haften des Tintenfischsaugnapfes statt.

Soll der Saugnapf an irgendeiner Fläche, der Schuppenhaut eines Fisches, dem Panzer eines Krebses oder an einem Felsen

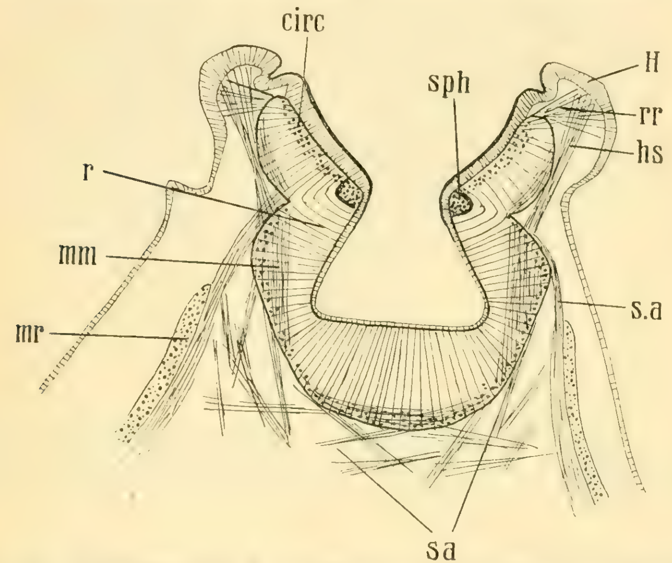


Fig 20. Durchschnitt durch den Saugnapf von Octipus nach Guérin.
H Hautfalte am Rande. hs Radialfasern unter dem Rande. circ. Ringfasern am Rande, punktiert]. mm Meridionalfasern. rr Radialfasern um den Rand. r Radialfasern. mr Ringfasergürtel. sa Verbindungen zwischen Armstamm und Saugnapf. sph Hauptringmuskel.

befestigt werden, so wird sein Innenraum durch Kontraktion der Ring- und Meridionalmuskeln, wobei sich der Boden stempelförmig in die Saugöffnung vorschiebt, möglichst verkleinert. Der Rand des Saugnapfes wird abgeflacht und dicht an die Fläche gepreßt; die Abdichtung geschieht durch die Kontraktion der Ringmuskeln in der Hautfalte um den Saugnapfrand. Bei der nun erfolgenden Erweiterung des Bechers erschlaffen alle eben genannten Muskeln mit Ausnahme der der Ringfalte; dafür treten die

Muskeln zwischen Arm und Saugnapf ins Spiel, die das Volumen des Saugnapfes durch Zug an der Außenwand vergrößern. Die Bindegewebehülle des Saugnapfes, an der sie ansetzen, bildet auch das Widerlager für die Radiärmuskeln des Bechers, deren Kontraktion die Becherwand verdünnt und so ebenfalls zur Ver-

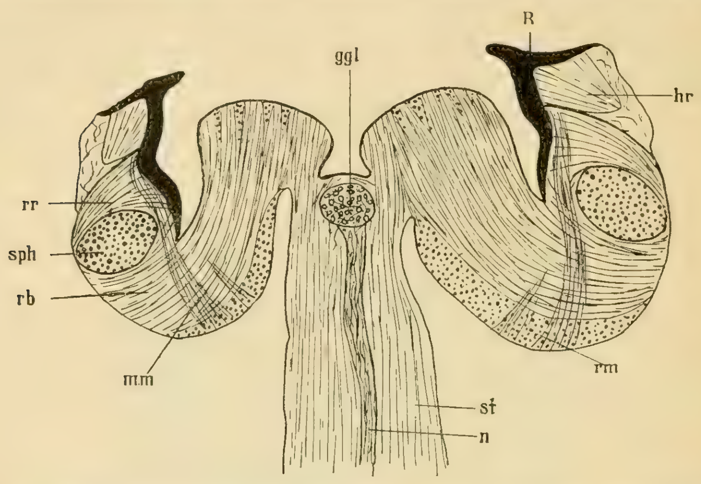


Fig. 21. Schnitt durch den Saugnapf von Sepia, kombiniert nach Guèrin. R Rand (Konchinring). st Stiel. n Nerv. ggl Ganglion. hr Radialmuskel des Außenrandes. rb Radialmuskeln des Bechers. rr Radialmuskeln des Randes. sph Hauptringmuskel. mm Meridionalfasern. rm Ringfasern des Bechers.

größerung des Raumes und damit zur Erniedrigung des Druckes beiträgt.

Zu erwähnen sind die Schwimm- und Schutzsäume an den Armen von Sepia. Schwimmsäume sind die unpaaren, an der Außenseite der Arme, besonders des fünften Paares, auftretenden Muskelblätter, Schutzsäume die paarigen Säume neben den äußeren Saugnapfreihen, die von queren, mit den Saugnäpfen abwechselnden Muskelbrücken durchsetzt werden. Besonders an der Keule der Fangarme sitzt ein breiter Schwimmsaum (Fig. 16).

Die Anordnung der Armmuskulatur ist bei den Dekapoden durch das Fehlen von Längs- und Schrägmuskeln vereinfacht

(Fig. 17), dem entspricht die geringe Beweglichkeit, die aber bei Sepia durch den Besitz der langen Fangarme wettgemacht wird. Diese liegen in Höhlen an den Seiten des Kopfes verborgen, aus denen sie plötzlich herausgeschleudert werden können. Die mit besonders großen Saugnäpfen, bei anderen Gattungen noch mit Haken versehenen Keulen ergreifen die Beute, die zwischen die übrigen acht Arme gebracht und hier festgehalten wird.

Die Schwimmhäute des Kraken sind an allen Armen gleichmäßig stark ausgebildet; sie verbinden die Arme in ihrem unteren Drittel und bilden so einen Trichter mit acht Doppelreihen voll furchtbarer Saugnäpfe, aus dem sich so leicht keine Beute befreit. Beim Männchen spielt ein Arm bei der Begattung eine Rolle und ist dementsprechend verändert. Wir finden seine Beschreibung bei den Geschlechtsorganen in Kapitel 8.

5. Kapitel.

Das Darmrohr mit seinen Anhängen.

In der Spitze des Armtrichters liegt das Maul, umgeben von der Buccalhaut und den beiden kreisrunden, wulstigen Lippen, von denen die inneren gegen Verletzungen durch eine kräftige Cuticula geschützt ist (Fig. 24).

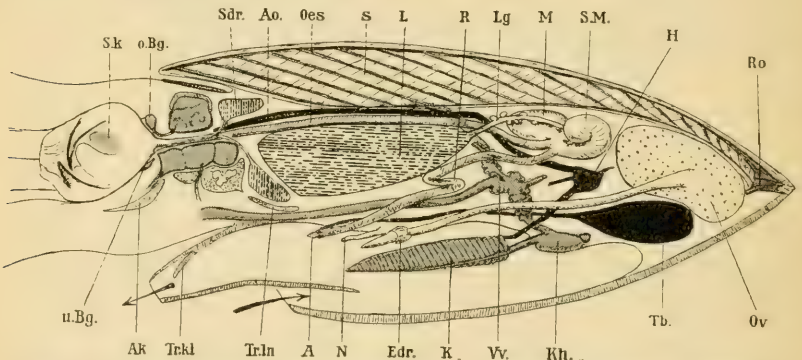


Fig. 22. Schematischer Längsschnitt durch Sepia. (Arterien schwarz, Gehirn und Venen grau, Knorpel punktiert).

A After. Ak Armknorpel. Ao. Kopfarterie. u.Bg., o.Bg. unteres, oberes Buccalganglion. Edr. Eileiterdrüse. G Gehirn. H Herz. K Kieme. Kh. Kiemenherz. Kk. Kopfknorpel. L Leber. Lg Lebergang. M Magen. N Nierenpapille. Oes. Speiseröhre. Ov. Eierstock. R Enddarm. Ro Rostrum. S Schulp. Sdr. Speicheldrüsen. S.k. Schlundkopf. S.M. Spiralmagen. Sb. Tintenbeutel. Tr.kl Trichterklappe. Tr.ln Trichterknorpel. Vv. Venenanhänge.

Die Buccalhaut von Sepia zeigt sieben, von Pfeilern gestützte Spitzen und ist mit ebensoviel Heftungen an den Armen befestigt (Fig. 2). Sie fehlt bei Octopus.

Die Bewaffnung des Maules besteht aus zwei spitzen Kiefern und der Zunge, deren Bewegungsmuskulatur neben einigen Drüsen die Hauptmasse des Schlundkopfes ausmacht.

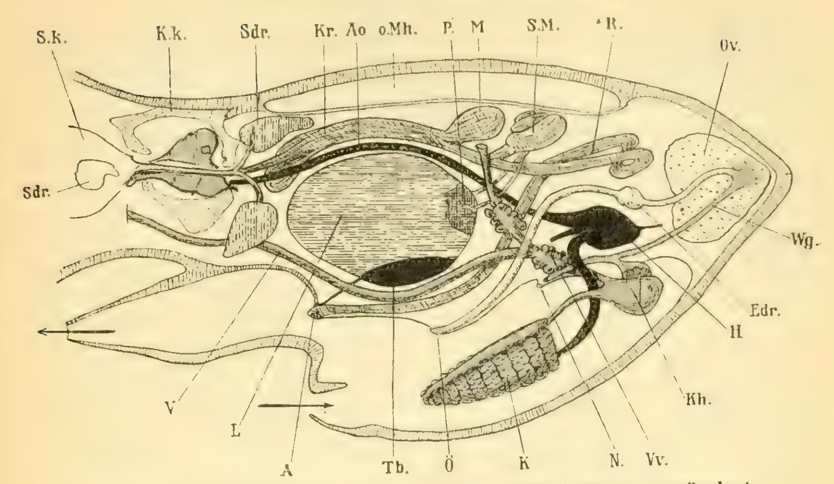


Fig. 23. Längsschnitt durch Octopus, nach Jammes verändert.
Kr. Kropf. K.k. Kopfknorpel. Ö Eileiteröffnung. o.Mh. obere Mantelhöhle. P. Pankreas. V Kopfvene. Wg. Wassergefäße. Die übrigen Bezeichnungen s. Fig. 22.

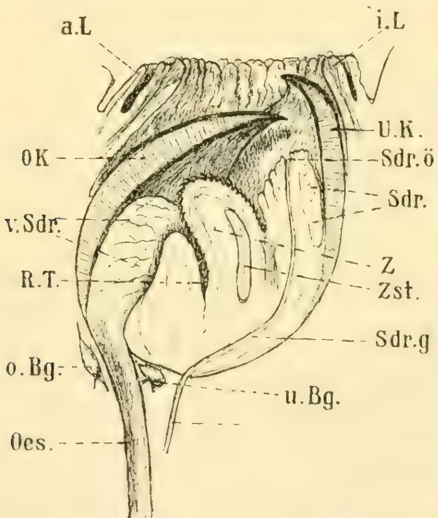


Fig. 24. Schnitt durch den Schlundkopf von Sepia.
o.Bg., u.Bg. oberes, unteres Buccalganglion. a.L, i.L. äußere, innere Lippe. O.K, U.K Ober- und Unterkiefer. Oes. Speiseröhre. Sdr. Speicheldrüse. Sdr.g. und Sdr.ö. Gang und Mündung der hinteren Speicheldrüsen. v.Sdr. vordere Speicheldrüse. R.T. Radulatasche. Z Zunge. Zst. Zungenstütze.

Die Kiefer sind insofern merkwürdig, als sie die Form eines umgekehrten Papageischnabels haben, umgekehrt, da der Unterkiefer über den Oberkiefer weggreift. Diese schnabelähnlichen Kiefern kommen sämtlichen Cephalopoden zu und ändern in ihren Umrissen von Art zu Art wenig ab.

Jeder Kiefer besteht aus zwei an der Schnabelspitze zu-

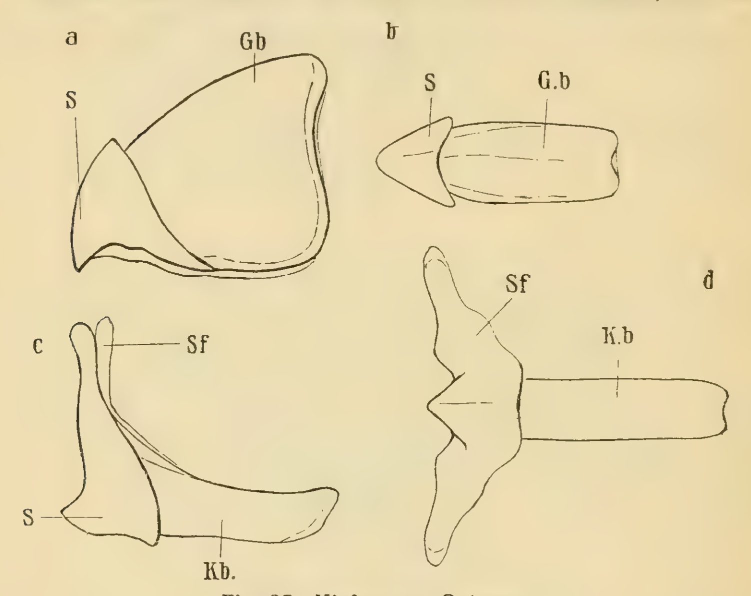


Fig. 25. Kiefer von Octopus.

a, b Oberkiefer, a von der Seite, b von oben. c, d Unterkiefer, c von der Seite, d von unten. S Schnabel. G.b Gaumenblatt. Sf Schnabelflügel (Rostrallamelle). K.b. Kehlblatt.

sammenstoßenden Lamellen: der Oberkiefer aus der äußeren kleineren Rostrallamelle, die kragenartig über der größeren inneren Gaumenlamelle liegt (Fig. 25), der Unterkiefer aus der schmalen, kahnförmig aufgebogenen Kehllamelle mit der flügelartig abstehenden Rostrallamelle (Fig. Sf.). Sie bestehen aus Konchin. Ihre spitze Gestalt läßt sie mehr zum Festhalten der Beute als zum Zerkleinern geeignet erscheinen.

Diese Aufgabe besorgt die Zunge mit der Radula oder Reibplatte, einem fast allen Mollusken mit Ausnahme der Muscheln

eigentümlichen Organe, dessen Bau allerdings von Gattung zu Gattung, ja von Art zu Art so wechselt, daß es die systematische Gliederung und das Bestimmen der einzelnen Arten ungemein erleichtert.

Auch bei den Cephalopoden hat sie eine charakteristische Ausbildung. Bei den uns näher angehenden Zweikiemern sitzen ihre Zähne in sieben Längsreihen von untereinander mehr oder weniger abweichendem Aussehen, worüber die beigegebenen Figuren am besten Aufschluß geben (Fig. 26, 27).

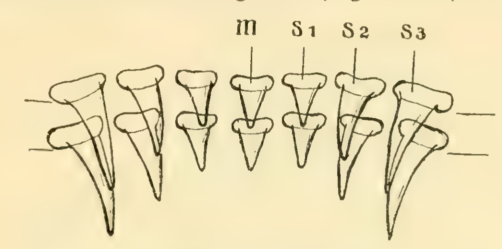


Fig. 26. Radula von Sepia.
m Zähne der Mittelreihe. S_1, S_2, S_3 Zähne der Seitenreihen.

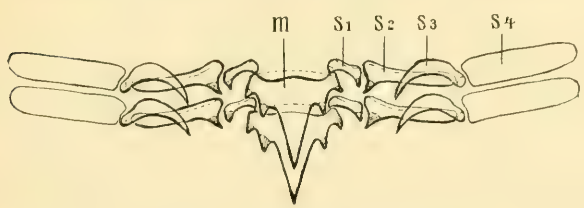


Fig. 27. Radula von Octopus.
2 Zahnreihen. Erklärung s. Fig. 26.

In jeder Querreihe finden wir in der Mitte die Zähne der Mittelreihe, bei Sepia auf jeder Seite von je drei Zähnen der drei Mittelreihen begleitet. Analog den Zahnformeln der Säugetiere sind Formeln für die Mollusken aufgestellt: für Sepia lautet sie 313. Bei der Radula von Octopus liegt außen noch je eine Reihe bandförmiger Streifen, die wegen ihrer geringen Dicke heller aussehen als die stärkeren Zähne der Seiten- und besonders der Mittelreihe. Die Substanz der Zähnchen ist Konchin, das auch die Membran, auf der die Zähnchen sitzen, bildet.

Die *Zunge*, die die Reibplatte trägt und bewegt, stellt einen mützen- bis kegelähnlichen Zapfen vor, der in der aus zwei Blättern gebildeten Zungentasche liegt. Die Zunge birgt zwei knorpelige Radulastützen, an denen der komplizierte Bewegungsapparat angreift. Bildung und Wachstum der Radula geschieht in der sog. Radulatasche, auch Radulascheide genannt, einer schlauchartigen Einsenkung an der Rückenseite der Zunge; auf dieser Seite ist die Radula rinnig eingebogen und breitet sich erst auf der Bauchseite zu einer gewölbten Fläche aus. Die Zähne sind

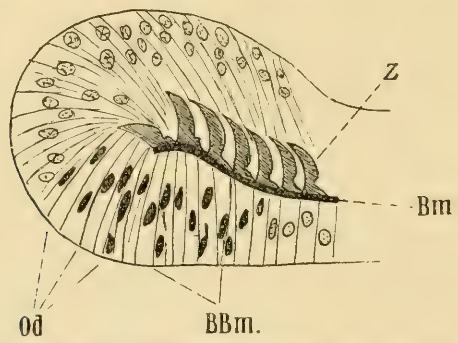


Fig. 28. Schnitt durch den Endteil der Radulatasche, nach Rottmann.
Bm Basalmembran. BBm. Bildungszellen derselben. Od Odontoblasten. Z. Zähne.

in der Scheide nach hinten, auf der Bauchseite der Zunge nach vorn gerichtet (Fig. 24).

Die Neubildung der Zähnchen erfolgt in dem hintersten, blinden Ende der Radulascheide von einem Polster von Epithelzellen aus, die in ihrer Gesamtheit die Radulaplatte ausscheiden. während die hinteren der beständig im Hintergrunde neu entstehenden Zellen, Odontoblasten (Zahnbildner), jeweilig den letzten Zahn bilden. Mit dem Vorrücken der Zähne wandern auch die Odontoblasten vor und verlieren dabei ihren ursprünglichen Charakter. Von oben schiebt sich zwischen je zwei Zähne ein Zellzapfen ein, vielleicht als Sperrapparat zum Schutz der neu angelegten Zähne gegen Zerrung durch die in Tätigkeit befindlichen Teile der Zunge.

Ein auf dem Unterkiefer liegender unter der Zunge hervorragender Zapfen, das Subradularorgan, wird als Geschmacksorgan angesprochen, ob mit Recht ist ungewiß. Er enthält den gemeinsamen Ausführungsgang der beiden hinteren Speicheldrüsen, die hinter der Schädelkapsel dorsal vom Ösophagus liegen (Fig. 29).

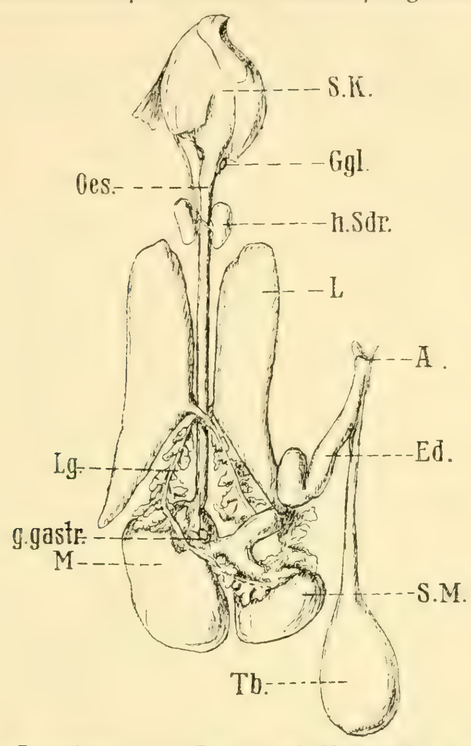


Fig. 29. Darmkanal von Sepia nach Keferstein, verändert.
A After. Ed. Enddarm. Ggl. unteres Buccalganglion. g.gastr. Magenganglion. L Leber. Lg Lebergang. M. Kaumagen, S.M. Spiralmagen. Oes. Speiseröhre. h.Sdr. hintere Speicheldrüse. S.K Schlundkopf. Tb. Tintenbeutel.

Ein Paar anderer Speicheldrüsen liegt bei Sepia im Innern des Schlundkopfes versteckt, bei Octopus unter seinem Hinterende (Fig. 24, 30). Ihre Ausführungsgänge münden in die Zungentasche. Eine unpaare Drüse auf der Unterseite des Subradularorgans mag der Vollständigkeit halber erwähnt werden.

Der Ösophagus, ein dünnes, infolge zahlreicher, bei seiner Füllung verstreichender Längsfalten erweiterungsfähiges Rohr, durchbohrt das Gehirn, zieht dicht unter dem Rücken bzw. dem Schulp nach hinten, und mündet ungefähr in der Mitte des Körpers in den Magen (Fig. 29, 30).

Bei Octopus sitzt seitlich der Kropf als vorläufiger Behälter für die Nahrung (Fig. Kr.). Er drängt im gefüllten Zustande die übrigen Eingeweide aus ihrer Lage und läßt den Rumpf unförmig anschwellen.

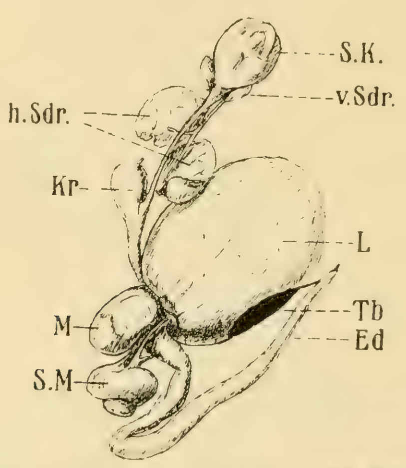


Fig. 30. Darmkanal von Octopus, nach Keferstein.
v.Sdr., h.Sdr. vordere, hintere Speicheldrüsen. Kr Kropf. Die übrigen Bezeichnungen siehe Fig. 29.

Der Magen des Kraken ist sehr muskulös; Vorder- und Hinterwand bestehen aus dicken Muskelpolstern, die Seitenwände aus Sehnen (Fig. M.). Zwischen diesen mit einer besonders starken, gerippten Kutikula überzogenen Polstern wird die eingeführte Nahrung zerschroten, eine Einrichtung, die in dem Kaumagen körnerfressender Vögel ihr Gegenstück hat. Bei Sepia ist dieser eigentümliche Bau nicht so ausgeprägt, da die Wände des Magen gleichmäßig dick sind. Dicht bei der Eintrittsöffnung liegt die Pylorusöffnung, die neben der Öffnung des Spiralmagens in den dünnen, innen mit einem Flimmerepithel ausgekleideten Dünndarm

führt, ein gleichmäßig starkes Rohr mit Längsfalten, das bei Sepia in einer kleinen, bei Octopus in einer großen, weit nach hinten reichenden Schlinge zu dem am Hinterrande des Trichters liegenden After zieht (Fig. 30). Kurz vor dem After nimmt er den Ausführungsgang des Tintenbeutels auf. Am After sitzen die Afterklappen, deren seitliche bei Sepia eine charakteristische Gestalt haben (Fig. 3), bei Octopus sind sie schwächer.

Der eben erwähnte Spiralmagen, das Spiralcoecum, entspringt links von der Austrittsstelle des Dünndarms aus dem Magen. Besonders bei Octopus ist seine schneckenförmige Einrollung auffällig, weniger bei Sepia (Fig. 29). Seine innere Oberfläche wird von zahlreichen hohen, quer zur Mündungsrichtung gestellten Falten vergrößert.

Der Übertritt des Speisebreies, besonders grober, unverdaulicher Teile kann durch Klappen verhindert werden, die durch einige besonders hohe, in den Spiralmagen reichende Längsfalten des Enddarmes gebildet werden.

In den Spiralmagen treten rechts und links vom Enddarm die beiden Lebergänge aus der Leber ein.

Die Leber selbst, ein ansehnliches Organ von dunkelbrauner Farbe und weicher Beschaffenheit, füllt den Raum zwischen Kopfknorpel und Magen an; bei Octopus ist sie elliptisch, bei Sepia zweilappig mit zwei nach hinten ausgezogenen Zipfeln (Fig. 29). Sie stellt ihrem Aufbau nach eine Drüse aus einzelnen, festzusammenliegenden Läppchen dar, die von Blutkapillaren dicht umsponnen werden.

Im Epithel der Drüsen sind drei verschiedene Zellarten nachweisbar: Körnerzellen mit Fettkugeln, einer gelben kristallinischen Masse und körnigen Einschlüssen, ferner in geringerer Zahl Vakuolenzellen mit einer großen oder mehreren kleinen Vakuolen und in der Tiefe des Epithels Kalkzellen, so genannt nach lichtbrechenden Körnchen, die von einigen Autoren als Kalk, von anderen als Kohlehydrate angesprochen werden. Zellen embryonalen Charakters dienen als Ersatz für die sich regelmäßig abstoßenden Körner- und Vakuolenzellen.

Das Sekret wird durch die genannten Lebergänge in den Blinddarm geleitet. Sie entspringen in der Leber des Kraken aus einem Bezirk, der sich von der braunen Leber durch seine weißliche Farbe abhebt und hinter dem in die Leber hineingelagerten Tintenbeutel liegt. Dieser Bezirk ist das sog. Pankreas, dessen zahlreiche weite Drüsenbläschen mit einem sich periodisch ablösenden Epithel ausgekleidet sind. Bei den zehnarmigen Tintenfischen sitzen die Drüsen des Pankreas als traubige Anhänge an den Lebergängen und nicht in der Masse der Leber selbst (Fig. 23, P).

Tintenbeutel.

Kurz vor dem After öffnet sich in den Enddarm der Ausführungsgang des Tintenbeutels, der sich damit als eine vergrößerte Afterdrüse erweist. Solche Drüsen finden sich unter den Mollusken auch bei einigen Schnecken und sind hier als Purpurdrüse bekannt. Allerdings ist der Tintenbeutel weit umfänglicher, und durch die Bedeutung für die Lebensgewohnheiten der Cephalopoden ist er ihr Taufpate geworden.

Bei Sepia schimmert er als ein birnförmiger schwarzer Körper durch die dünne Haut des Eingeweidesackes hindurch (Fig. 3). Seine Hauptmasse liegt im Hinterende des Tieres, doch wird er während der Brunstzeit durch die riesig anschwellenden Geschlechtsdrüsen nach vorn verlagert; er erreicht seine größte Breite im hinteren Drittel der Mantelhöhle, verschmälert sich kopfwärts zu einem Ausführungsgange, der nach rechts hinüberbiegt und dorsal in den Enddarm dicht hinter dem After einmündet, nachdem er vorher sich hinter einer kleinen Einschnürung ampullenartig erweitert hat (Fig. 31).

Der eigentliche Tintenbeutel besteht aus einem großen vorderen Behälter für den Farbstoff und aus der etwa halb so großen Farbstoffdrüse; beide sind durch eine Hautfalte voneinander geschieden und stehen nur durch eine zentrale Öffnung in Verbindung. Eine starke Muskelplatte dient zur kraftvollen Hinausbeförderung der Tinte (Fig. 31, M).

Die Farbstoffdrüse baut sich schwammartig aus vielen, durch Balken verbundenen Blättern um einen helleren Kern an der Hinterwand des Tintenbeutels auf. Von diesem Kern lösen sich neue Blätter los, schieben sich gegen die Öffnung in den Behälter vor und zerfallen hier. Gleichzeitig damit bilden sich die Epithelzellen der Blätter um, in dem sie sich nach und nach mit Pigment beladen, das durch den Zerfall der Zelle frei und durch Schub von hinten in den Behälter geführt wird.

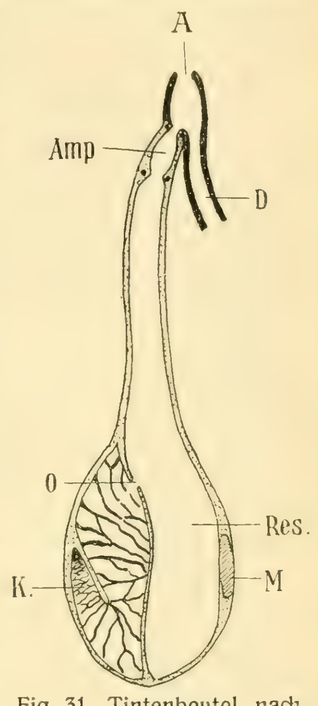


Fig. 31. Tintenbeutel, nach Lang und Girod.
A After. Amp. Ampulle. D Enddarm. K. Bildungskern d. Lamellen. Ö Öffnung zwischen Farbstoffdrüse und Behälter. Res. Behälter. M. Muskelplatte.

Zur Gewinnung des Farbstoffs unterbindet man den Ausführungsgang und löst nach dem an der Luft bald eintretenden Tode den Tintenbeutel heraus. Der Inhalt des getrockneten Beutels wird mit Ätzkali aufgekocht, aus der braunen Lösung wird durch Neutralisieren der Farbstoff gefällt und mit Gummi arabicum verrieben.

Chemisch gehört das Pigment der Sepia zu der Gruppe der Melanine, zu der die Pigmente der Chorioidea, der Haare und der Negerhaut gerechnet werden.

Bei der Entleerung des Tintenbeutels, dem Tintenwurf, sind drei Zeiten zu unterscheiden: Es tritt ein kontinuierlicher Strom von Tinte aus der Drüse in das Reservoir über; die Schließmuskeln der Ampulle am Ende des Ausführungsganges verhindern aber ein ebenso beständiges Hinausfließen aus dem After. Der Tintenwurf geschieht erst auf einen Reiz vom Gehirn, der die Muskulatur in der Wand des Tintenbeutels zur Kontraktion bringt. Gleichzeitig öffnen sich die Schließmuskeln, zuerst der innere;

eine bestimmte Menge Tinte tritt in die Ampulle, deren Inhalt von hier aus in die Mantelhöhle entleert wird. Der Tintenwurf vollzieht sich mit Hilfe der Mantelmuskulatur. Auf eine tiefe, energische Einatmung von Wasser erfolgt eine ebenso energische Ausatmung: die mit dem Atemwasser vermischte Tinte wird hinausgeblasen und verteilt sich als eine dichte, das Tier verbergende Wolke im Wasser. War die Ausatmung kräftig genug, so schießt das Tier mit dem Hinterende voran infolge des Rückstoßes durch das Wasser; Verblassen der Haut zeigt seinen Erregungszustand an. Die Wirkung der Tinte besteht aber nur in einer Blendung des Feindes, nicht in einer Giftwirkung. Die im Tintenbeutel aufgespeicherten Farbstoffmengen lassen eine Erschöpfung dieses wirksamen Schutzmittels nicht so bald eintreten.

6. Kapitel.

Atmungsorgane und Kreislauf.

1. Das Blut.

Unter Blut verstehen wir die in den Organen des Kreislaufes kreisende, zur Ernährung und Versorgung mit Sauerstoff dienende Körperflüssigkeit. Sie beträgt beim Kraken rund 5% des Körpergewichtes. Wie bei den Wirbeltieren besteht das Blut aus dem Plasma und den Blutkörperchen: Diese sind freischwimmende, meist farblose Zellen mit amöboider Bewegung, sog. Lymphozyten von 5—7 μ Durchmesser. Das Plasma dagegen ist eine klare, bei Gegenwart von Sauerstoff sich blau färbende Flüssigkeit, in der u. a. ein löslicher Eiweißkörper, das Hämozyanin enthalten ist, hinsichtlich der Bedeutung bei der Atmung ein Seitenstück zu dem Hämoglobin der Wirbeltiere. Wie dieses läßt es sich in Kristallform gewinnen, ist aber nicht eine Eisen-, sondern eine organische Kupferverbindung mit 0,38% Kupfer neben den übrigen Bestandteilen der Eiweißkörper. Das Hämoglobin ist außerdem nicht im Plasma verteilt, sondern in den roten Blutkörperchen, den Erythrozyten enthalten. Das farblose Hämozyanin geht unter Sauerstoffaufnahme in das blaue Oxyhämozyanin über, das aber in den Geweben den Sauerstoff wieder abspaltet und zu Hämozyanin reduziert wird. Die Arterien sind daher bläulich, die Venen blaß gefärbt. Das Cephalopodenblut gerinnt nicht an der Luft, da ein Körper wie das Fibrin des Wirbeltierblutes fehlt.

2. Kreislauf.

Das Blutgefäßsystem steht auf einer hohen Stufe der Vollendung; es findet sich bei ihnen ein geschlossener eigenwandiger Kreislauf, indem das Blut aus den Arterien durch ein Netz von feinen und feinsten Kapillaren in das Venensystem übertritt,

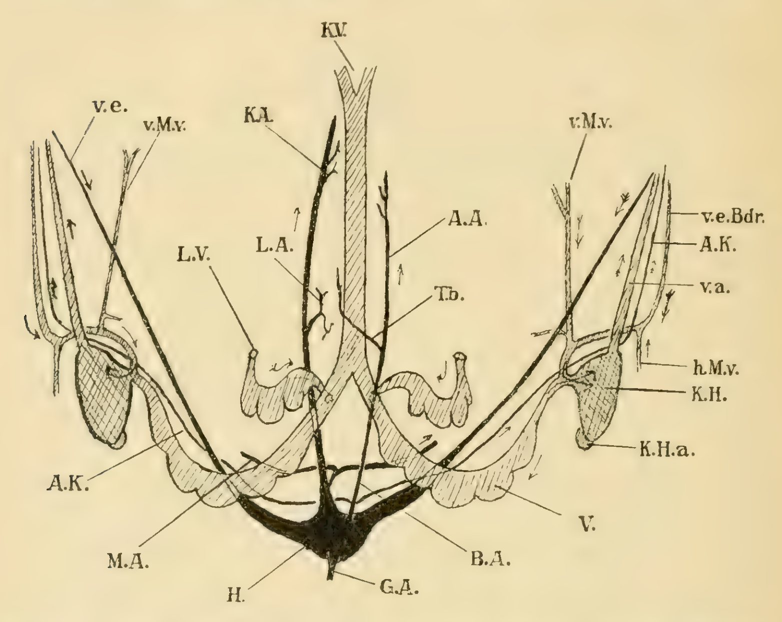
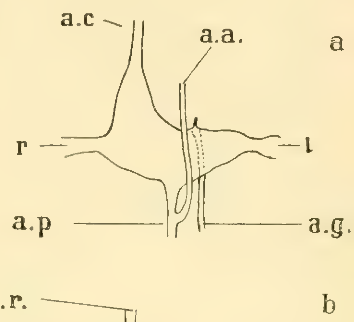


Fig. 32. Gefäßsystem von Octopus. Arterien schwarz, Venen gestrichelt. Arterien: A.K. Ernährendes Gefäß der Kieme. H Herz. A.A. Analarterie. B.A. Baucharterie. G.A. Genitalarterie. K.A. Kopfarterie. L.A. Leberarterie. M.A. Mantelarterie. T.b. Tintenbeutelarterie. — Venen: K.H. Kiemenherz. K.H.a. Kiemenherzanhang. K.V. Kopfvene. L.V. Mesenterialvene. v.M.v. und h.M.v. vordere und hintere Mantelvene. v.e. Kiemenvene (vas efferens). v.a. Kiemenarterie (vas afferens). v.e.Bdr. ausführendes Gefäß der Blutdrüse. V. Schenkel der Hohlvene.

wodurch eine Durchmischung von arteriellem und venösem Blute vermieden wird. Nur an einzelnen Stellen ergießen sich die Endgefäße der Arterien in weite, venöse Bluträume, sog. Sinus, aus denen weite Venen das Blut zu den Kiemen und dem Herzen zurückführen. Die einzelnen Abschnitte des Blutgefäßsystems sind das Herz, die von ihm austretenden Arterien, die Venen mit

den exkretorisch wirksamen Venenanhängen, die Sinus, die beiden Kiemenherzen und als Atmungsorgane die Kiemen, die durch die Vorhöfe mit dem Herzen in Verbindung stehen (Fig. 32). Auch der weiße Körper gehört hierher. Die Arterien sind dickwandige, muskulöse Gefäße, die Venen weite Röhren mit dünner, bindegewebiger Wandung; beide sind mit einem Endothel ausgekleidet, das nur in den Kiemenherzen fehlt.

Das Herz (Fig. 33) ist ein kurzer Muskelschlauch mit quer zur Längsrichtung des Körpers gestellter Achse. Seine Vorhöfe sind Erweiterungen der zuführenden Venen und entbehren einer eigenen Muskulatur. Bei Octopus durchsetzt eine halbmondförmige Scheidewand mit kreisförmiger Öffnung die Herzkammer, die nur im Zustand der Erweiterung, der Diastole, den Durchtritt des Blutes aus den beiden Kammerhälften gestattet, während sie bei der Systole beide Hälften völlig trennt und das aus der rechten Vorkammer eintretende Blut in die an der rechten Seite entspringende Kopfschlagader (Fig. 33) weist. Durch Klappen an dem Eintritt der Vorhöfe in den Ventrikel wird der Rückfluß des Blutes in die Vorhöfe verhindert.



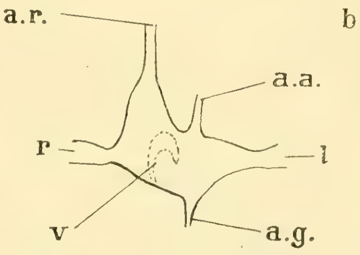


Fig. 33. Herz a von Sepia, b von Octopus.
a nach Naef, b nach Marceau.
a.a. Analarterie. a.c. Kopfarterie. a.g. Genitalarterie. a.p. hintere Arterie. v Klappe. r, l rechter, linker Vorhof.

Außer der eben genannten Kopfschlagader entspringen direkt aus dem Herzen die Genitalarterie (Fig. 33, a. g.) für die Geschlechtsorgane und die Bauchschlagader (analis und posterior [Fig. a. a.]), welche die Ventralfläche des Rumpfes und die hinteren Körperpartien versorgt; ihre Ursprungsstellen sind bei dem kurzen,

plumpen Körper der Achtarmigen und dem schlankeren der Zehnarmigen verschieden gelagert, wie sich aus den Figuren ergibt.

Klappen an den Ursprungsstellen der Arterien verhindern auch hier den Rückfluß des Blutes bei der Kontraktion der Schlagadern.

Die Kopfschlagader zieht am Rücken zwischen Leber und Schulp resp. Wand des Eingeweidesackes neben der Speiseröhre entlang zum Kopfe (Fig. 32, KA, Fig. 22 Ao).

Dicht nach ihrem Austritt aus dem Herzen entspringen die beiden Mantelarterien, weiter nach vorn der Stamm der Magen- und Leberarterien. Die Kopfschlagader gibt ferner Zweige an den Kropf ab und teilt sich bei ihrem Eintritt in den Kopf in mehrere Äste. Zwei Äste ziehen neben der Speiseröhre durch das Gehirn und verästeln sich auf dem Schlundkopf. Zwei andere (gewöhnlich ist der eine erst sehr viel stärker) steigen am Ösophagus herab in die Tiefe und vereinigen sich an seiner Unterseite; diese Arterie durchsetzt die Unterschlundmasse des Gehirnes zwischen Visceral- und Pedalganglion, und teilt sich in zwei Äste, die die Armarterien der betreffenden Seite und Arterien der Augenhöhle liefern. Die Armarterien laufen im Armkanal auf der den Saugnäpfen abgewandten Oberseite der Nerven. Von der Bauchschlagader gehen aus die ernährenden Gefäße der Kieme, die den Vorhof begleiten, dann die Arterie des Tintenbeutels, und die am Enddarm nach vorn ziehende Afterarterie (Fig. 32).

Die Venen.

Sammelrohr des Blutes in den vorderen Körperabschnitten ist die Kopfvene, die unter dem Trichter hervortritt und in der Bauchwand des Eingeweidesackes am Enddarm entlang nach hinten verläuft (Fig. 32, KV).

Die Armvenen vom Kraken zeigen eine sehr regelmäßige Anordnung: An der Außenseite jedes Armes läuft rechts und links eine Vene, die mit der ihr benachbarten des nächsten Armes zu einem kurzen, zwischen den Armen gelegenen Endstück zusammentritt. Diese Endstücke münden in zwei halbkreisförmig

den Kopf eingreifende Venen, die sich auf der Bauchseite über dem Trichter zur Kopfvene vereinigen (Fig. 34, V. br.*). Nur die sich zugekehrten Venen des ersten und des vierten Armpaares treten selbständig in die Sammelvenen der betreffenden Seite über. Die Kopfvene nimmt außer diesen Armvenen noch die Trichtervenen auf.

Ungefähr vor der Mitte des Rumpfes gabelt sich die Kopfvene in die rechte und linke Hohlvene, in welche sich gleich nach der Gabelung die Mesenterialvenen ergießen. Diese und die Hohlvenen sind mit den sog. Nierenanhängen besetzt und ziehen in einem nach vorn offenen Bogen zum Kiemenherzen. Sie nehmen kurz vor dem Eintritt den gemeinsamen Stamm der vorderen Mantelvene, der Milzvene und der hinteren Mantelvene auf. Aus dem Kiemenherzen tritt das zuleitende Gefäß der Kieme, die Kiemenarterie heraus, die sich in zwei am Kiemenkanal ververlaufende Gefäße teilt. Von diesen gehen die Äste in die einzelnen Blättchen und in die Milz; erstere vereinigen sich in der Kiemenvene, dem ausführenden Gefäße, diese in der Milzvene, dem ausführenden Gefäße der Milz (Fig. 32 v. e. Bdr.).

Die Kiemenherzen liegen zu Seiten des Eingeweidesackes an der Basis der Kiemen und sind an ihrem dunkelbraunen Tone leicht erkennbar (Fig. 3, 22, 23, 32). Die Wand ist, wie ein Querschnitt in der Richtung der ein- und austretenden Gefäße zeigt, schwammig entwickelt, indem von einem Hauptkanal ausgehend zahlreiche erweiterte Nebenkanäle die Wand durchsetzen. Eine Doppelklappe befindet sich am Eintritt der Vene. Nur in der Außenwand des Herzens sitzen quergestreifte Muskelfasern, von denen einzelne Balken in die Masse ausstrahlen. Die Hauptmasse der Kiemenherzen hat mit einer motorischen Funktion nichts zu tun, sondern scheint andere, entweder exkretorische oder sekretorische Aufgaben zu erfüllen; man findet in den einzelnen Zellen scharfumgrenzte Pigmentablagerungen, von denen zurzeit noch nicht

*) Anmerkung: Fig. 34 stellt das etwas anders gebaute Venensystem der verwandten Eledone dar.

feststeht, ob sie Exkrete, Stoffe, die aus dem Kreislauf entfernt werden sollen, oder Sekrete sind, die durch eine Art innerer Sekretion dem Blute zugeführt werden sollen.

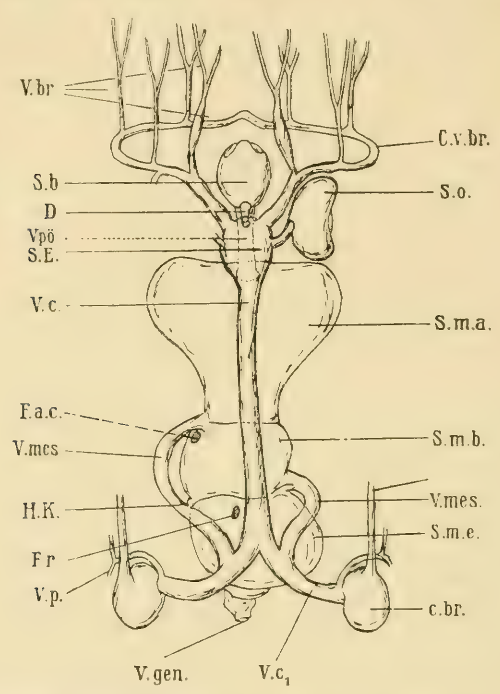


Fig. 34. Ventralansicht des Venensystems eines Octopoden (Eledone) nach Grimpe.

V.br. Armvenen. C.v.br. Kranz der Armvenen. S.b Blutsinus des Schlundkopfes. S.o. Sinus des Auges. S.E. Erweiterung der Kopfvene. Vpö Verbindung zwischen Sinus des Schlundkopfes und dem Sinus mesentericus. S.m.a., S.m.b., S.m.e erster, zweiter und dritter Abschnitt des Sinus mesentericus (Eingeweidesinus). V.c. Kopfvene. D Verbindung zwischen Sinus des Schlundkopfes und der Kopfvene. F.a.c. Eintrittsstelle der Kopfaorta in den Sinus. F.r. Austritt des Enddarmes aus dem Sinus. V.mes Mesenterialvenen. H.K. Verbindung der Mesenterialvene mit dem Sinus. c.br. Kiemenherz. V.c$_1$ Hohlvenenschenkel. V.p. Mantelvene. V.gen. Genitalvene.

Der am Kiemenherzen befestigte, durch seine hellere Farbe deutlich abstechende Kiemenherzanhang ist nicht eigentlich ein Teil der Zirkulationsorgane, sondern der Leibeshöhle und soll daher im Zusammenhang mit dieser besprochen werden (Fig. 3). Seine Funktionen sind anscheinend die eines Exkretionsorganes.

Der venöse Blutraum ist ein System von bluterfüllten Hohlräumen im Bereich des Darmkanals. Beim Pulp zerfällt er in mehrere Abschnitte, im vordersten, dem Buccalsinus, liegt der Schlundkopf. Er zieht mit dem Ösophagus, sich bedeutend verschmälernd durch das Gehirn und erweitert sich gleich nach dem Durchtritte durch die Schädelkapsel zu einem weiten, dreiteiligen Sack, in dem Kropf, hintere Speicheldrüsen und Kaumagen liegen, dem Mesenterialsinus. Die Kopfschlagader durchzieht bis zu ihrer vorderen Gabelung im Gehirn diesen Sinus. Der Spiralmagen liegt in einem durch eine Falte abgetrennten dritten Abschnitt (Fig. 34).

Der Sinus ophthalmicus hinter dem Auge steht mit der Hohlvene in Verbindung, ebenso der Buccalsinus.

Das in diesen Bluträumen angesammelte, die Verdauungsorgane badende Blut wird durch die Mesenterialvenen in die Schenkel der Hohlvene und damit dem Blutkreislauf wieder zugeführt.

Bei Sepia ist noch zu bemerken, daß sich die Armvenen in den Sinus des Schlundkopfes ergießen, der in weiter nach hinten gelegenen Räume übergeht und in die Kopfvene mündet.

Der weiße Körper, eine unregelmäßig gelappte Masse in der Augenhöhle zwischen Auge und Augenganglion wird als Lymphdrüse bezeichnet, ohne daß seine Bedeutung geklärt ist. Doch wird er mit der Bildung der Blutkörperchen in Beziehung gebracht.

3. Atmungsorgane.

Die Kiemen der Tintenfische haben die allen Mollusken ursprünglich gemeinsame Form der Ctenidien oder Kammkiemen. Verständlich wird diese Bezeichnung, wenn man die Mantelhöhle öffnet: dann liegen, besonders bei den Zehnarmigen, die langgestreckten Kiemen zu beiden Seiten des Eingeweidesackes und rufen durch die zweizeilige Anordnung der einzelnen Kiemenblättchen den Eindruck eines Kammes mit zwei Zahnreihen hervor (Fig. 3).

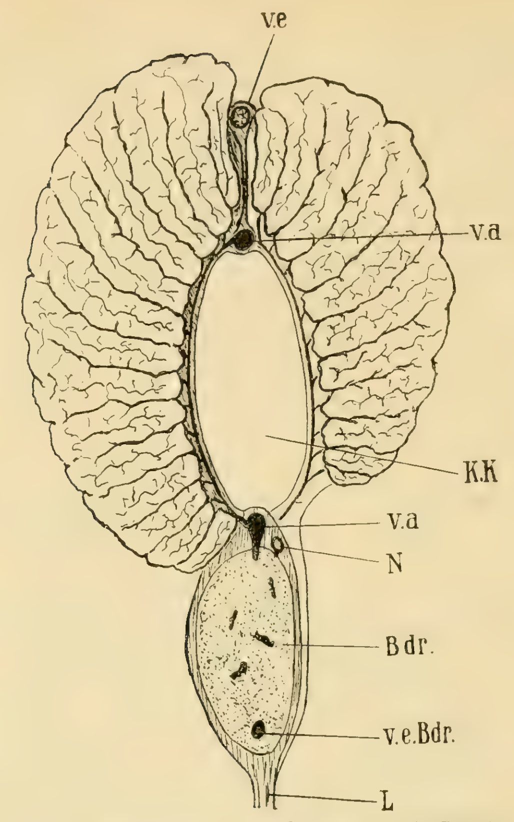


Fig. 35. Kiemenblatt von Octopus nach Schäfer.
Bdr. Blutdrüse. K.K Kiemenkanal. L Aufhängeband. N Nerv, v.a Kiemenarterie (zuführend). v.e Kiemenvene (abführend). v.e.Bdr. abführende Vene der Blutdrüse.

Die einzelne Kieme hat ungefähr die Form eines schiefen Kegels, dessen Spitze der Trichteröffnung zugekehrt ist und dessen Basis ziemlich in der Mitte des Eingeweidesackes liegt. Hier wird die Befestigung durch die ein- und austretenden Gefäße besorgt; gegen die Mitte frei wird die Kieme an den Seiten durch ein breites Band am Mantel befestigt, das nur der Spitze einige Bewegungsfreiheit läßt. In diesem Aufhängebande liegt die Blutdrüse oder Kiemenmilz eingebettet, ein Organ von nicht auf-

geklärter Bedeutung: es soll bei der Neubildung der Blutkörperchen beteiligt sein, doch fehlt zurzeit ein Beweis dieser Ansicht.

Die zuführenden Gefäße verlaufen auf der inneren, der Kiemendrüse zugewandten Seite; auf der der Mantelhöhle zugekehrten Seite zieht, dem Beschauer deutlich sichtbar die Kiemenvene, das ableitende Gefäß und bildet sozusagen den Rücken des Kammes. Die Kieme wird der Länge nach von einem breiten Bande durchzogen, an dem die Kiemenblättchen abwechselnd rechts und links befestigt sind. Die einzelnen Kiemenblättchen stehen untereinander nicht in Berührung, so daß das Atemwasser ihre ganze Fläche bespülen kann. Außerdem wird die Kieme ihrer Länge nach von dem Kiemenkanal durchsetzt, der bei Sepia und Verwandten klein, bei Octopus dagegen sehr weit ist (Fig. 35, 36, KK).

Fig. 36.
Kiemenblatt von Sepia nach Joubin und Schaefer komb.
Erklärungen siehe Fig. 35.

An diesem Kiemenkanal entlang laufen die zuführenden venösen Gefäße, die in jedes Blättchen ihre Zweige entsenden. Die Blättchen sind ihrerseits wieder mannigfachst gefaltet, um den auf ihrer Oberfläche sich verteilenden Gefäßen die größte Oberfläche zu bieten.

Das arteriell gewordene Blut sammelt sich schließlich in der schon genannten Kiemenvene und gelangt durch den Vorhof ins Herz.

7. Kapitel.

Nervensystem und Sinnesorgane.

1. Das Nervensystem.

Das Nervensystem besteht aus dem Gehirn, aus Nebenzentren, wie Stellarganglion, Armganglien usw., und aus den Nervensträngen, die bald als marklos, bald mit Markscheide beschrieben werden. Ein sympathisches Nervensystem gliedert sich im Bereich des Darmrohres ab.

Das Gehirn besteht aus mehreren, durch Nervenbrücken oder Kommissuren verbundenen Einzelzentren, die teils über, teils unter dem Schlundrohr liegen. Als Urtypus sei das Schema des Molluskennervensystems gegeben, das aus dem vorderen Oberschlundganglion, dem Pedalganglion im Fuße und dem Viszeralganglion besteht. Von diesem einfachen Typ entfernt sich das Gehirn der Cephalopoden ebenso weit wie das der Säugetiere von dem der Amphibien. Durch die Zusammenlagerung der einzelnen Ganglien und durch Abspaltung neuer ist ein ansehnliches Gebilde von verwickeltem Bau entstanden, der von Gattung zu Gattung recht variiert. Es treten denn auch zwischen Oktopoden und Dekapoden prinzipielle Verschiedenheiten auf neben kleinen Abweichungen, deren weiter unten gedacht werden soll.

Wie schon gesagt, gruppiert sich das Gehirn in dem Kopfknorpel um den Anfangsteil des Ösophagus herum, der das Gehirn in seiner ganzen Länge durchzieht.

Der sich bei Octopus findende weite Zwischenraum zwischen Gehirn und Knorpelwand wird von einem weichen Fettgewebe

ausgefüllt. Bei Sepia und Verwandten liegt das Gehirn unmittelbar unter dem Schädeldach und ist daher sehr viel mühsamer zu präparieren. Auf der Unterseite ruht das Gehirn dicht auf dem Knorpel, dessen Masse an dieser Stelle durch die Höhlen der statischen Organe aufgetrieben wird.

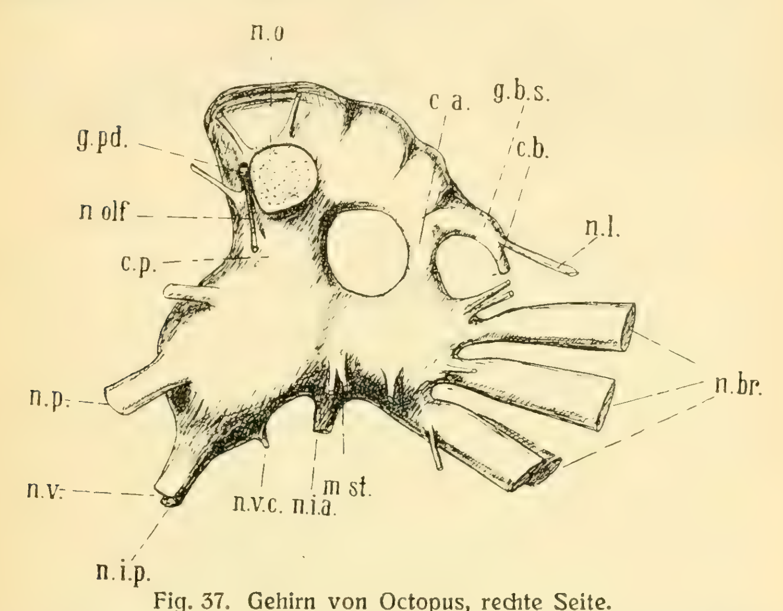


Fig. 37. Gehirn von Octopus, rechte Seite.

n.br. Armnerven. n.st. Nerven des Gleichgewichtsorgans. n.i.a. vorderer Trichternerv. n.v.c. Nerv der großen Vene. n.i.p. hinterer Trichternerv. n.v. Viszeralnerv. n.p. Mantelnerv. n.olf. Geruchsnerv. n.o. Sehnerv. g.pd. Ganglion pedunculi. c.p. hintere Kommissur. c.a. vordere Kommissur. g.b.s. oberes Buccalganglion. n.l. Lippennerv c.b. Kommissur zum unteren Buccalganglion.

Die einzelnen das Gehirn zusammensetzenden Ganglien liegen paarig-symmetrisch zu beiden Seiten der Mittelebene des Tieres, teils über-, teils hintereinander. Sie ordnen sich zu zwei größeren Verbänden, nämlich der Oberschlundmasse und der Unterschlundmasse. Die Unterschlundmasse ist länger als die gedrungenere Oberschlundmasse.

Die spärliche äußere Gliederung beider gibt die Zusammensetzung aus äußeren Ganglien nur undeutlich wieder; außerdem

ist auch die Grenze zwischen Ober- und Unterschlundverband durch zwei breite Nervenbrücken, eine vordere und eine hintere, verwischt (Fig. 37, c. p., c. a.).

Die histologischen Bestandteile sind Nervenfasern und Ganglienzellen von verschiedener Form und Größe, daneben bindegewebige Elemente. Die Zellen bilden die Rinde, die Fasern das Mark der einzelnen Ganglien.

Über die äußere Form geben die beifolgenden Abbildungen den besten Aufschluß; kleine Abweichungen finden sich fast bei

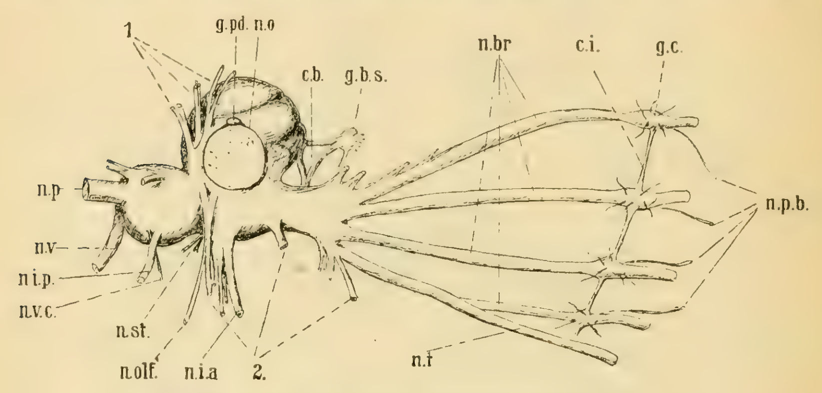


Fig. 38. Hirn von Sepia, von rechts nach Hillig.

1, 2 Nerven des Augapfels. c.i. Kommissur zwischen den Armnerven. n.p.b. Nerven der Buccalhaut. n.t. Nerv des Fangarms. Die übrigen Bezeichnungen s. Fig. 38.

jedem Stücke (Fig. 37, 38). Die austretenden Armnerven verleihen dem vorderen Teile der Unterschlundmasse ein charakteristisches Aussehen. Die Oberseite der Oberschlundmasse ist mit Quer- und Längsfurchen versehen.

Das Gehirn des Pulps besteht aus folgenden Ganglien (Fig. 39):

1. Oberschlundmasse: Dicht hinter dem Schlundkopf liegt das Buccalganglion (Fig. 39, g. bc.), hinter ihm an der Basis der Oberschlundmasse die drei Zentralganglien (Fig. g. ct.). Von diesen ist das hintere das größte, das mittlere, zweite, das kleinste und wird von den beiden anderen überdeckt. Darüber liegen die beiden Cerebralganglien, von denen das hintere durch sieben

Längsfurchen gegliedert ist. Zwischen erstem und zweitem Zentralganglion liegt ein kleines akzessorisches Ganglion (Fig. g.ac.). Die von v. Üxküll stammende Bezeichnung gründet sich auf physiologische Untersuchungen, deren weiter unten gedacht werden soll .

2. Die Unterschlundmasse besteht aus dem Brachial-, dem Pedal- oder Trichterganglion und dem Viszeralganglion. Zwischen den beiden letzteren ziehen schräg von vorn oben nach hinten zwei Arterien zu den Armen. Ihr Zug

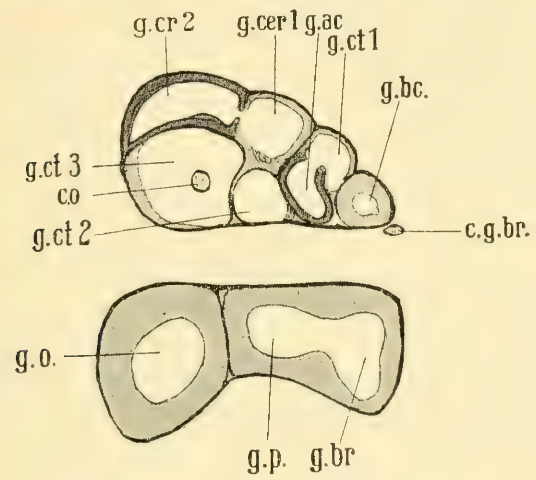


Fig. 39. Längsschnitt durch das Hirn von Octopus.
g.bc. oberes Buccalganglion. g.ct1, g.ct2, g.ct3 1., 2., 3. Zentralganglion. g.cr1, g.cr2 1. und 2. Zerebralganglien. g.o. Viszeralganglion. g.p. Pedalganglion. g.br. Brachialganglion. c.o. Sehnervkommissur. c.g.br. Kommissur der Brachialganglien. g.ac. akzessorisches Ganglion.

mitten durch die Unterschlundmasse deutet wieder darauf hin, daß die einzelnen Ganglien erst nachträglich zu der einheitlichen Masse verschmelzen. Die Ganglien der einen Seite sind mit dem entsprechenden der anderen durch Querkommissuren verbunden, von denen besonders die im hintersten Zentralganglion verlaufende Kommissur auffällig ist; sie stellt eine direkte Verbindung der beiden Augenganglien her (Fig. 39, c. o.). Eine Kommissur

zwischen dem rechten und linken Brachialganglion zieht im Bogen über die Speiseröhre hin (Fig. 39, c. g. br.). Ebenso sind die einzelnen Ganglien der Ober- resp. der Unterschlundmasse durch Längskommissuren verbunden. Der Zusammenhang zwischen Ober- und Unterschlundmasse wird durch zwei Seitenkommissuren hergestellt, durch die vordere, schwächere in der Gegend des Buccalganglions, und durch die stärkere, hintere, zwischen Viszeral- und Pedalganglion einerseits und zweitem und drittem Zentralganglion andererseits (Fig. 37, c. a., c. p.). Durch die zwischenliegende Öffnung treten Gefäße aus.

Der Hauptunterschied im Gehirn eines achtarmigen und eines zehnarmigen Tintenfisches besteht in der Selbständigkeit des Buccalganglions bei den zehnarmigen, das mit dem übrigen Gehirn durch mehrere Kommissuren verbunden ist (Fig. 38).

Es können in dem Rahmen dieses Buches nur die wichtigsten Nerven eingehender gewürdigt werden, nicht die zahlreichen Nerven der Nebenapparate des Auges, die teils die Augenmuskeln innervieren, teils als Färbungs- und Entfärbungsnerven in die Iris einstrahlen. Auch sei nur erwähnt, daß andere unmittelbar aus dem Gehirn austretende Nerven Muskeln zwischen Kopf und Rumpf versorgen oder wie die von dem oberen Buccalganglion in den Schlundkopf ziehen. Die näher zu besprechenden Nerven sind (Fig. 40):

I. Von der Unterschlundmasse:
1. Armnerven (n. br.),
2. vorderer Trichternerv (n. i. a.),
3. statische Nerven (n. st.),
4. Nerv der großen Vene (n. v. c.),
5. hinterer Trichternerv (n. i. p.),
6. Eingeweidenerv (n. v.),
7. Mantelnerv (n. p.),
8. Geruchsnerv (n. olf.).

II. Von der Oberschlundmasse:
9. Sehnerv (n. o.),
10. Buccalnerv.

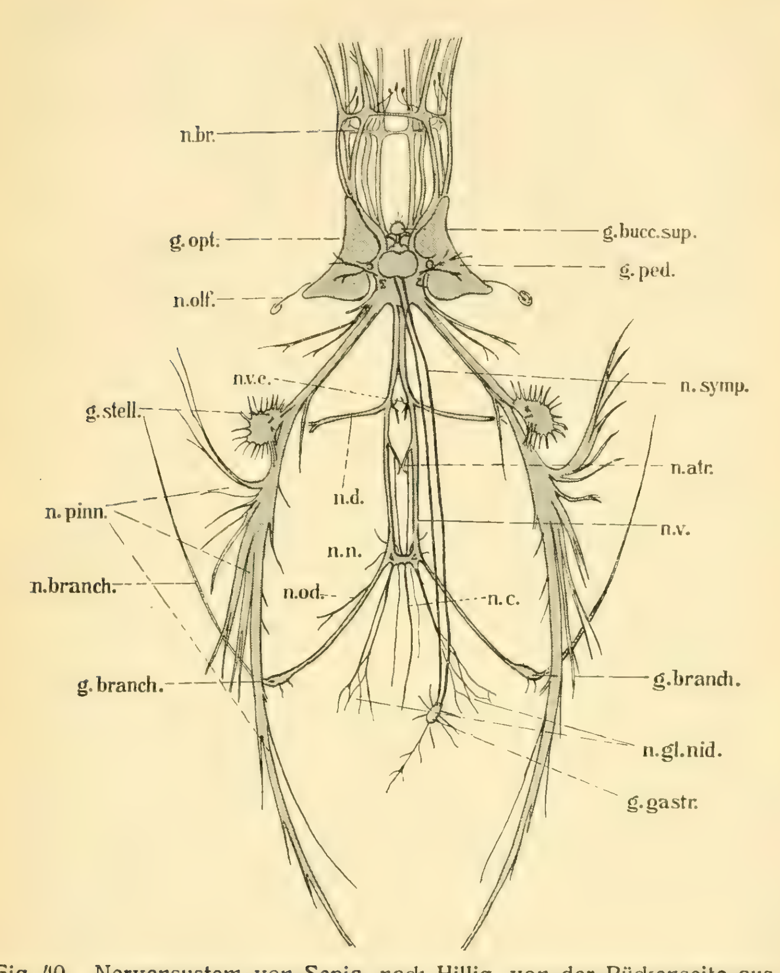


Fig. 40. Nervensystem von Sepia, nach Hillig, von der Rückenseite aus.

g.branch. Kiemenherzganglion. g.bucc.sup. oberes Buccalganglion. g.gastr. Magenganglion. g.opt. Augenganglion. g.ped. Ganglion pedunculi. g.stell. Stellarganglion. n.br. Armnerven mit Kommissur und Nerven der Buccalhautpfeiler. n.branch. Kiemennerv. n.atr. Nerven des Tintenbeutels mit Kommissur. n.c. Herznerv. n.d. Nerv des Depressor infundibuli. n.od. Nerv des Eileiters. n.olf. Geruchsnerv. n.n. Nerven der Niere. n.gl..nid. Nerven der Nidamentaldrüsen. n.pinn. Nerven der Flosse. n.symp. Sympathicus. n.v.c. Nerv der Hohlvene. n.v. Viszeralnerv.

Die Armnerven entspringen aus dem vorderen der Unterschlundganglien, dem Brachialganglion; sie weichen auseinander und ordnen sich gleichmäßig um den Schlundkopf herum zu einem

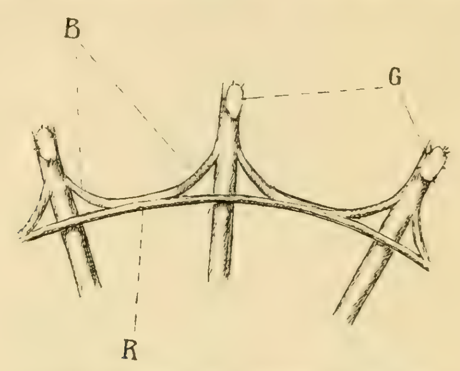
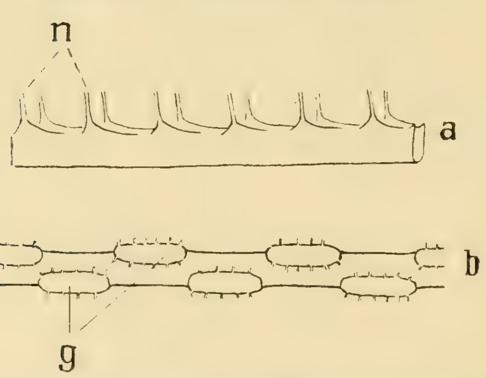


Fig. 41. Kommissur zwischen den Armnerven bei Octopus.
B Bogenförmige Kommissuren. R Ring- (Haupt-) Kommissuren. G Ganglien der Saugnäpfe.



Fig, 42. Armnerven a) von Sepia, b) von Octopus.
a von der Seite. b von unten. n Nerven zu den Saugnäpfen. g Ganglien mit den Nerven zu den Saugnäpfen.

Trichter an. In der Armwurzel geben sie jederseits einen Ast ab, der zu einer ringförmigen, in der Basis der Armstümpfe auf der Innenseite verlaufenden Kommissur zurückläuft (Fig. 41). Im Arme selbst ist der Nerv, eingebettet in ein weiches, gallertiges Binde-

gewebe, leicht bis in die äußerste Spitze verfolgbar. Schon äußerlich zeigt er ein von den übrigen Nerven abweichendes Verhalten, indem er in der ganzen Länge an der Unterseite mit einzelnen, in ihrer zweireihigen, alternierenden Anordnung den Saugnäpfen entsprechenden Ganglien besetzt ist, von denen Nerven in die Saugnäpfe ausstrahlen (Fig. 42). Querschnitte zeigen den komplizierten Aufbau: nämlich aus einer hufeisenähnlich angeordneten Lage von Ganglienzellen, die eine mittlere Markregion aus feinen, sich durchkreuzenden Nervenfasern der Ganglienzellen in der Rinde umgeben, und aus zwei an der Oberseite gelagerten, durch eine Furche getrennten Stämmen von markhaltigen Nervenfasern, die die eigentliche Fortsetzung der aus dem Gehirn entspringenden Armnerven darstellen (Fig. 43, e). Zwischen Saugnapf und Arm liegt ein kleines Ganglion, ferner ziehen an der Peripherie der Längsmuskelstämme vier feine Nervenstränge mit eingestreuten Ganglienzellen (Fig. 43, d). Es erklärt sich aus diesem Reichtum an nervösen Bestandteilen, daß der Arm sozusagen ein Sonderdasein führen kann und in seinen Leistungen vom Gehirn in weitem Maße unabhängig ist.

Im Armnerv selbst finden sich Fasern, die von außen, besonders vom Saugnapfrande herkommen und sich im inneren Mark dendritisch auffasern (Fig. 43, b): Es sind sensible Fasern. Bipolare Ganglienzellen liegen in der Rinde des Nerven, deren einer Fortsatz sich in der Marksubstanz verzweigt; der andere zieht nach außen zur Saugnapf- und Armmuskulatur (a); es sind motorische Fasern. Ähnliche Ganglienzellen liegen in den Saugnapfganglien und in den vier Nervensträngen an der Peripherie der Längsmuskeln (c, d); sie senden je einen Fortsatz in die innere Marksubstanz, einen anderen zum Saugnapf und zu seinen Verbindungen mit dem Arme. Auch hier handelt es sich um motorische Fasern.

Die beiden Stränge markhaltiger Nerven auf der Rückseite enthalten keine Ganglienzellen, sondern motorische Fasern aus dem Gehirn und sensible Fasern, die in der Ringkommissur die Verbindung zwischen den Armen herstellen (Fig. 43, e).

Bei Sepia treten entsprechend den Armen auch zehn Armnerven aus den Armganglien aus; sie sind mit Ausnahme der beiden Nerven der langen Fangarme durch eine einfache Kommissur miteinander verbunden (Fig. 38). Von den Ganglien an der Kreuzungsstelle von Armnerv und Kommissur gehen acht feine

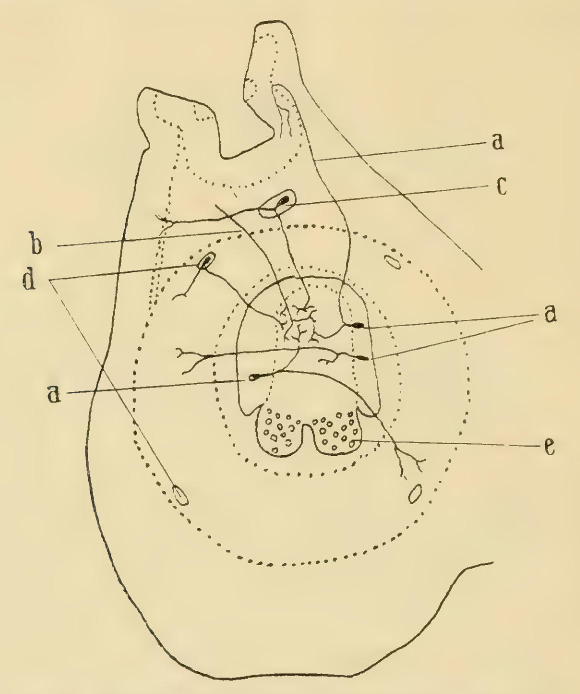


Fig. 43. Nerven im Arm von Octopus nach Guérin.
Die punktierten Linien sind Grenzen der Muskulatur.
Erklärung im Text.

Nerven zu den Buccalpfeilern des Mundtrichters, und zwar zwei in den Rückenpfeiler, der also aus zwei benachbarten Anlagen besteht (Fig. 38, n. p. b.).

Die Ganglien auf den Armen sind in zwei Längsreihen angeordnet, wie Figur 42 a zeigt, alternieren aber nicht miteinander. Sie entsenden je einen Nerv in einen Saugnapf, und hieraus ergibt

sich, daß die vierreihige Anordnung der Saugnäpfe nur eine scheinbare, durch Raummangel und gegenseitigen Druck hervorgerufen ist.

Der vordere Trichternerv (Fig. 37, 38) entspringt im Pedalganglion und zieht mitten durch den Kopfknorpel, vor den Statozysten zur Bauchseite des Halses, wo er sich zerteilt und u. a. die vorderen Trichtermuskeln (adductores) versorgt. Die statischen Nerven (Fig. 37), nämlich der Nervus maculae staticae und der N. cristae staticae, nehmen ihren Ursprung ebenfalls an der Unterseite des Pedalganglions und innervieren die entsprechenden Teile des statischen Organs im Kopfknorpel.

Der Nerv der großen Vene geht aus dem Viszeralganglion hervor, durchbohrt den Knorpel (Octopus) und strahlt in vielen Ästen an die obere Hälfte der Hohlvene aus. Bei Sepia läuft er mit dem hinteren Trichternerven zusammen in der Außenwand der Statozysten. Dieser Nerv ist bei Sepia selbständig, entspringt bei Octopus mit dem Viszeralnerven aus gemeinsamer Wurzel am Hinterende des Viszeralganglions und versorgt den hinteren Teil und die Herabzieher der Trichters (Fig. 40).

Die Viszeralnerven innervieren folgende Eingeweide, nämlich die hintere Hälfte der großen Kopfvene, die Herabzieher des Trichters, den Tintenbeutel (hier findet sich eine Kommissur zwischen rechtem und linkem Aste), Nierenpapillen, Herz, Geschlechtsorgane und die Kiemen (Fig. 40, n. v.). Bei allen Tintenfischen findet sich ungefähr in der Höhe der Nierenöffnungen eine (hintere) Kommissur zwischen rechtem und linkem Viszeralnerven, von der Nervenäste zum Harnsack und bei den Zehnarmigen auch zu den Nidamentaldrüsen ausstrahlen (Fig. 40, n. n.). Der Hauptast des Viszeralnerven zieht zur Kieme, trägt am Kiemenherz das Kiemenganglion (Fig. g. branch.) und läuft auf der Kiemenarterie bis zur Spitze, rechts und links Äste in die Kiemenblättchen abgebend (Fig. n. branch.).

Die Mantelnerven versehen die Mantelmuskulatur, ein Nachbarnerv den Rückzieher des Kopfes (retractor capitis). Auch

hier besteht ein Unterschied zwischen Zehn- und Achtarmigen, da bei jenen der Mantelnerv sich in zwei Hauptäste teilt, von denen der innere die Flosse innerviert (Fig. 40, n. pinn.). Dieser Ast fehlt ebenso wie die Flossen den Oktopoden Der Mantelnerv selbst besitzt ein großes, auffälliges Ganglion an der Stelle, wo er aus dem Eingeweidesack auf den Mantel übertritt: das Stellar- oder Sternganglion (Fig. g. stell.); es hat seinen Namen von den nach allen Seiten in die Mantelmuskulatur ausstrahlenden Nerven (ca. fünfzehn bei Octopus, zwanzig bis fünfundzwanzig bei Sepia).

Der Ursprung des Geruchsnerven ist unsicher; äußerlich entspringt er aus der Oberschlundmasse, und zwar am Sehnerv, scheinbar aus einem kleinen, diesem anliegenden Ganglion. Er läuft in der Augenhöhle seitwärts und zieht zum Geruchsorgan (Fig. 37, 38, 40, n. olf.).

Der Sehnerv (N. o.) ist der stärkste aller Hirnnerven, doch ist er nur kurz und geht gleich nach seinem Durchtritt durch die weite Öffnung zwischen Hirn- und Augenhöhle in das große, bohnenförmige Augenganglion über (Fig. 40, g. opt.). An der Rückenseite des Sehnerven liegt das oben erwähnte Stielganglion, Ganglion pedunculi, das das Farbenspiel mitbestimmt. Näheres über das Augenganglion s. u.

Das Buccalganglion, aus dem die Lippennerven austreten, erfordert für beide Formen wieder eine Sonderbesprechung, da sich hier der Hauptunterschied zwischen den Gehirnen der beiden Abteilungen der Tintenfische ausspricht. Denn dieses Ganglion gehört bei Octopus unmittelbar zur Oberschlundmasse, ist bei Sepia dagegen abgerückt und steht durch zwei Kommissuren mit dem ersten Zentralganglion und dem Brachialganglion in Verbindung. Der Buccalnerv oder besser die Buccalkommissur stellt die Verbindung mit dem unter der Speiseröhre an der Hinterseite des Schlundkopfes gelegenen unteren Buccalganglion her, das zum sympathischen Nervensystem gehört (Fig. 37, 38, c. b.).

Das sympathische Nervensystem.

Wir unterscheiden im Nervensystem der Wirbeltiere und einiger anderer Tierklassen, z. B. der Insekten, neben dem Zentralnervensystem mit den Sinnesorganen und den peripheren Nerven noch das sympathische Nervensystem, das die Vorgänge im Verdauungskanal beherrscht. Es besteht bei den Tintenfischen aus dem unteren Buccalganglion und dem Magenganglion (Ganglion gastricum) auf dem Spiralmagen (Fig. 40, 29, g. gastr.); sie sind durch die beiden sympathischen Nerven, die längs der Speiseröhre ziehen, miteinander verbunden. Dem unteren Buccalganglion entspringen die Nerven der Ober- und Unterkiefermuskeln und anderer Teile des Schlundkopfes, aus dem Ganglion gastricum Nerven für die Leber, den Enddarm, Kau- und Spiralmagen.

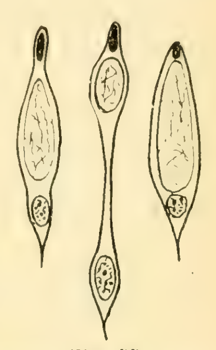


Fig. 44.
Riechzellen von Sepia nach Watkinson.

2. Sinnesorgane.

Die Geruchsorgane liegen rechts und links auf der Unterseite des Kopfes. Bei Sepia sind es ovale Taschen hinter den Augen; ihnen entsprechen beim Pulp zwei Gruben mit zapfenartig vostülpbarem Boden in den Winkeln zwischen Rumpf und Mantel. Das Epithel dieser Gruben besteht aus hohen Flimmerzellen und Sinneszellen in verschiedenen Tiefen des Epithels. Diese wechseln je nach ihrer Lage zwischen Birn- und Sanduhrform und enthalten einen eirunden oder kugeligen Nebenkörper; sie endigen nach außen mit einem stumpfen Fortsatze, in dem ein kurzes Stäbchen nachweisbar ist (Fig. 44).

Der Nebenkörper scheint recht empfindlich zu sein, da die gebräuchlichen Konservierungsmittel Form und Struktur zerstören; er quillt auf und sprengt seine Wandung. Es läßt sich hieraus vielleicht folgern, daß diese Nebenkörper osmotische Apparate der wahrscheinlich amöbenähnlich beweglichen Sinneszellen dar-

stellen, die durch Formänderung auf die Anwesenheit bestimmter Stoffe im Atemwasser antworten.

Die beiden Statozysten oder Gleichgewichtsorgane, früher irrtümlich als Otozysten oder Gehörorgane aufgefaßt, liegen im Schädel unter der Speiseröhre gegen Verletzungen durch äußere Eingriffe wohlgeschützt.

Bei Sepia springen in ihren rundlichen Hohlraum elf oder zwölf Knorpelzapfen vor (Fig. 45, Z.). Das die Zyste auskleidende Epithel bildet an bestimmten Zellen Sinneszellen in einem Gitter von Stützzellen, nämlich an der dreiteiligen, zickzackförmigen Sinnesleiste oder Crista statica, an der Sinnesplatte (macula

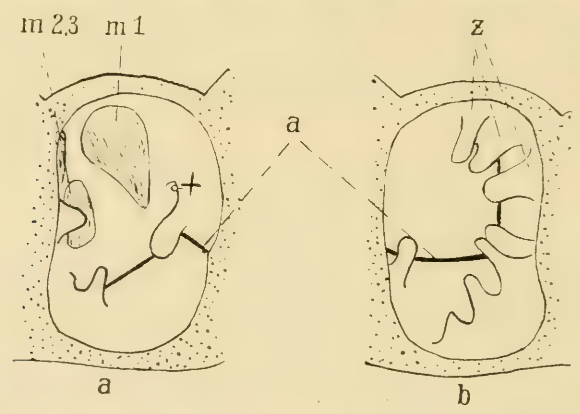


Fig. 45. Querschnitt durch die Statozyste von Sepia nach Hamlyn-Harris. a kopfwärts. b rumpfwärts. a Crista statica. m 1 Macula statica. m 2,3 Nebenmacula. z Zapfen. † Mündung des Köllikerschen Kanals.

statica) (Fig. 45, m) und an den beiden Nebenplatten (m_2, m_3). Die Sinnesplatte trägt auf ihrer Oberfläche den Statolithen oder Gleichgewichtsstein, die Nebenplatten, in eine gallertige Masse eingebettet, kleine Statokonien („Gehörsand"), winzige, spindelförmige Kalkausscheidungen. Die in einem Gitter von Stützzellen stehenden Sinneszellen sind birnförmig bis zylindrisch, von wechselnder Größe und tragen an der freien Fläche eine Anzahl starrer Härchen; sie gleichen damit den Haarzellen im Labyrinth der Säugetiere.

Der statische Nerv entspringt im Pedalganglion und teilt sich in zwei Zweige, die Sinnesplatte und Sinnesleiste versorgen. Zu erwähnen ist noch der Köllikersche Kanal, der an der Außenwand entspringt, in den Knorpel eindringt und hier blind endet (Fig. 45). Entwicklungsgeschichtlich stellt er die Verbindung des grubenförmig angelegten Organs mit der Außenwelt dar.

Die Statozysten von Octopus sind abweichend gebaut (Fig. 46). Hier hängen die Statozysten an bindegewebigen Strängen in Hohlräumen des Kopfknorpels. Die Sinnesleiste windet sich schraubenförmig an der Wand entlang (Fig. cr. st.); es findet sich nur eine ovale Sinnesplatte mit einem mützenförmigen Statolithen (Fig. 47). Statt der Zapfen ist nur ein Wulst aus Bindegewebe an der Innenwand vorhanden (Fig. W.). Der statische

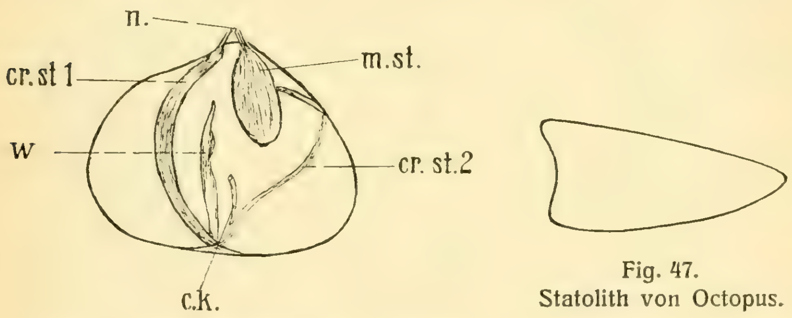


Fig. 46. Linke Statozyste von Octopus, von innen gesehen.
c.k. Köllikers Kanal. cr.st. 1, cr.st. 2 vorderer, hinterer Teil der Crista statica. m.st. Macula statica. n. Nerven. w Wulst.

Fig. 47. Statolith von Octopus.

Nerv teilt sich auch hier in je einen Zweig für die Platte und die Leiste, der Köllikersche Kanal endet blind an der Außenwand der Statozysten, ohne den Raum zwischen ihr und dem Knorpel zu durchziehen. Die Statozyste und der Außenraum sind von Flüssigkeit erfüllt.

Die Augen der Tintenfische gehören nach ihrer Größe an sich und nach dem Verhältnis zur Körpergröße zu den größten im Tierreich. So fällt auf das Auge von Sepia fast $1/_9$ der Körper-

länge, und das Auge von dem mit Armen 17 m langen Architeutis hat einen Durchmesser von 37 cm.

In der Vollständigkeit des Baues und der feststellbaren Leistungen läßt sich das Auge der Tintenfische sehr wohl mit dem der Säugetiere vergleichen, mit dem es auf den ersten Blick eine große Ähnlichkeit zeigt. Aber Gleichheit der Leistungen bedeutet noch nicht Gleichheit im Aufbau; scheinbar übereinstimmend gebaute Organe können ganz verschiedenen Ursprung haben. So zeigt denn auch hier die Entwicklungsgeschichte, daß die Augen von Wirbeltieren und Tintenfischen nicht näher miteinander verwandt sind entsprechend der Kluft zwischen beiden Gruppen, und daß die Übereinstimmung nur eine Konvergenz ist.

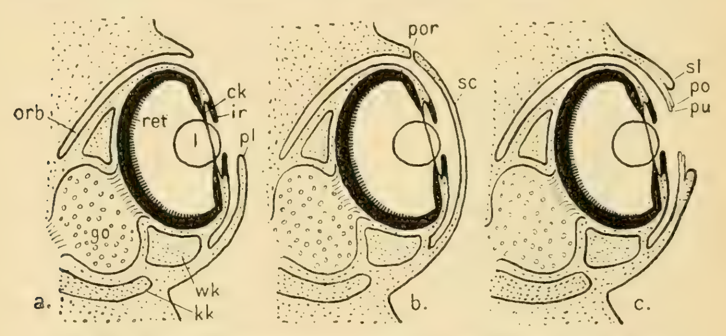


Fig. 48. Augentypen verschiedener Tintenfische nach Naef.
a von einem Ögopsiden. b von einem Myopsiden (Sepia). c von Octopus. kk Kopfknorpel. wk weißer Körper. orb Augenhöhle. ret Netzhaut. l Linse. ir Iris. go Sehganglion. por Tränenöffnung .sc Cornea. ck. Ciliarkörper. pl. primäres Lid. sl. sekundäres Lid.

Die beiden Augen liegen rechts und links am Kopfe, dem sie bei ihrer bedeutenden Größe die selbständige Form geben. Die Form ist unregelmäßig kugelig. Hinter dem Auge liegt das große, bohnenförmige Augenganglion, der Zwischenraum wird von dem Lymphknoten des „weißen Körpers“ ausgefüllt (Fig. 48).

Über dem Auge der Zehnarmigen verdünnt sich die Oberhaut zur durchsichtigen Hornhaut oder Cornea, bauchwärts bildet

sie eine tiefe Tasche, deren Außenwand ein unteres Augenlid darstellt (Fig. 48, sc., pl.).

Eine nach den Arten verschieden weite Öffnung führt in die sich rings um den Augapfel bis zum Kopfknorpel erstreckende Augenhöhle, die mit Seewasser ausgefüllt ist. Bei Sepia und Verwandten, den Myopsiden, ist dieses auch als Tränenöffnung bezeichnete Loch klein und kaum wahrnehmbar, bei den Ögopsiden weiter; bei den Octopoden ist die Haut über dem Auge nicht mehr durchsichtig, also auch nicht mehr als Hornhaut zu bezeichnen; vielmehr ist sie zu zwei halbmondförmigen Augenlidern umgewandelt, die die weite Öffnung vergrößern und verkleinern können.

Der Augapfel wird außen von der durch eingelagerte Flitterzellen silberglänzenden, zweischichtigen Argentea und der knorpeligen harten Haut, der Sclerotica, umschlossen; in dieser kann eine besondere Verdickung als Äquatorialknorpel ausgebildet sein. Muskelfasern schieben sich vom Kopfknorpel her zwischen die beiden Blätter der Argentea ein und bewirken eine wenn auch nur geringfügige Bewegung des Augapfels nach verschiedenen Seiten. Die Argentea bildet über der Linse die von der Pupille durchbohrte Iris mit dem Ring des Irisknorpels auf der Innenseite. Die eingelagerten Muskelbündel erweitern und verengern die Pupille, die die Form eines horizontalen, unregelmäßigen Spaltes hat. Die harte, keiner Formveränderung fähige Linse ist kugelrund und besteht aus einer kleineren, in die vordere Augenkammer vorragenden Hälfte und aus einer größeren in der hinteren Augenkammer. An der Trennungsfläche sitzt ein breiter Ring mit starker, strahliger Faltung, der Ziliarring. Die Epithelzellen der Falten sondern ein glasklares, später erstarrendes Sekret ab, dessen lange Fasern die Linse aufbauen, indem sie sich über die Linse schieben und untereinander zu konzentrischen Schalen zusammenschließen. Die Oberfläche der Linse besteht dabei aus den Fasern der ihr unmittelbar anliegenden Teile des Ziliarringes.

Der Ziliarring wird von dem Muskelring mit dem Langerschen Muskel umgeben, dessen Radiärfasern am Knorpel der

Sklerotica entspringen und in die Falten des Ziliarringes übergehen.

Im Innern des Augapfels folgt auf den Muskelring die Netzhaut, Retina. Die hintere Augenkammer wird von der Glaskörperflüssigkeit ausgefüllt.

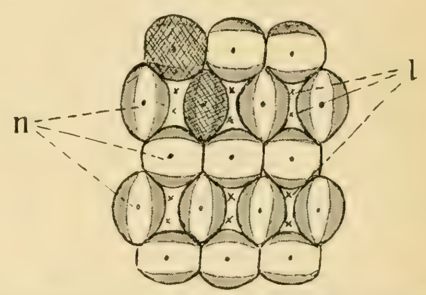


Fig. 50. Schematischer Querschnitt durch die Rhabdome (nach Grenacher verändert). n Neurofibrillen. l Fasern der Limitanszellen. Zwei Retinazellen sind schraffiert.

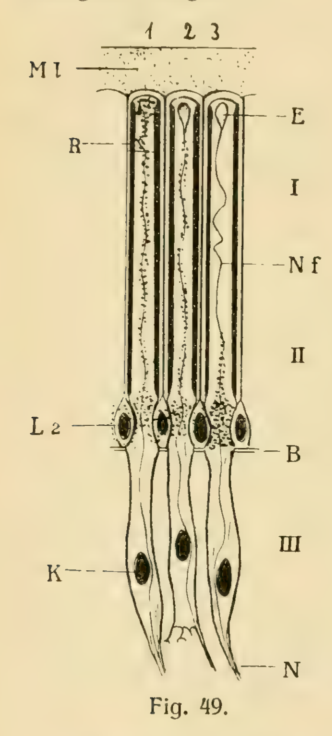


Fig. 49.

Fig. 49. Drei Retinazellen nach Grenacher und Hesse.
1 Tagstellung, 3 Dunkelstellung des Pigmentes I Stäbchen-, II Sockel-, III Kernabschnitt. B Basalmembran. E Endknöpfchen. K Kern der Sehzellen. L_2 Limitanszellen. Ml Grenzmembran (Limitans). N Nervenfaser. Nf Neurofibrille. R Rhabdomhälfte.

Der Vollständigkeit halber sei bei Sepia der der Hinterfläche des Augapfels anliegende Hufeisenknorpel erwähnt, dessen Öffnung gegen den Trochlearknorpel gerichtet ist.

Die Netzhaut (Retina) besteht aus zwei durch die Basalmembran getrennten Schichten, der Stäbchen- und der Körnerschicht, und ist von dem Augeninnern durch die Grenzmembran (membrana limitans) getrennt (Fig. 49, 50). Ihr einschichtiges Epithel ist in unregelmäßiger Weise aus zwei Zellarten zusammengesetzt,

nämlich aus den nervösen Retinazellen und den Limitans-(Grenz-)zellen (Fig. L2). An der Retinazelle sind folgende drei Abschnitte zu unterscheiden: der Stäbchen-, der Sockel- und der Kernabschnitt; die letzten beiden bilden die Körnerschicht (Fig. III). Die Stäbchen liegen dem Augeninnern, also der Lichtquelle zugekehrt und sind Kutikularbildungen, d. h. Ausscheidungen der Sehzellen, und bestehen aus zwei rinnenförmigen Halbzylindern, zwischen denen der sie absondernde Zellabschnitt eingeschlossen liegt (Fig. 50). Immer vier solcher Halbzylinder treten

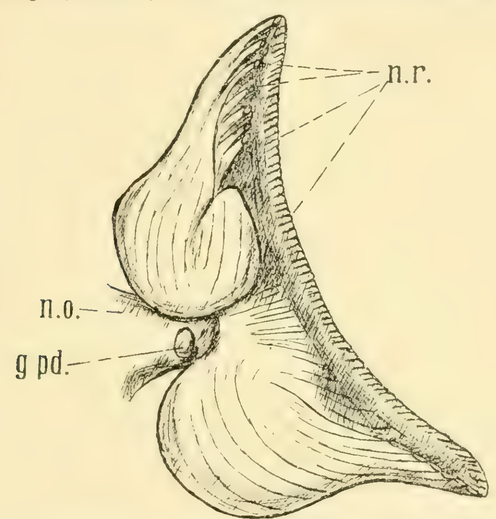


Fig. 51. Augenganglion von Sepia, von oben, nach Hillig.
n.o. Sehnerv. g.pd. Ganglion pedunculi (Stielganglion).
n.r. Nerven der Netzhaut.

zu einem Rhabdom zusammen, in dessen Zentrum die Ausläufer der Limitanszellen liegen. Der Sockelabschnitt, der kürzeste Teil der Sehzelle, ist an dem Reichtum von Pigmentkörnern in seinem Innern erkennbar. Der Kernabschnitt mit dem Kern zieht sich lang in die Nervenfaser aus. Eine Neurofibrille durchzieht Kern-, Sockel- und Stäbchenabschnitt und endet dicht unter der Grenzmembran in einem Knöpfchen. Pigmentkörnchen begleiten sie durch den Sockelabschnitt bis zum Endknöpfchen.

Die Retina ist insofern nicht ganz gleichmäßig gebaut, als sich im Augenhintergrund ein horizontaler Streifen findet, dessen Lage ungefähr mit der Richtung der Pupille übereinstimmt. In ihm sind die Retinazellen länger und schmäler, stehen daher dichter als außerhalb, nämlich bei Sepia 105 000 gegen 40 000 auf 1 qmm. Dieser Streifen ist wegen dieses Reichtums an Nervenelementen wohl als Stelle des deutlichsten Sehens anzusprechen.

Die Zahl der Stäbchen wird bei Sepia auf 70 000 000 geschätzt, im menschlichen Auge auf 50 000 000 (Hesse).

Das Augenganglion dicht hinter dem Auge ist ein unregelmäßiges Gebilde ungefähr von der Form einer Bohne und der Größe des Gehirnes (Fig. 51). Die größere Achse liegt horizontal, (Fig. 52) zeigt einen Schnitt quer zu ihr. Auf der Oberfläche ziehen die von der Retina kommenden Nerven der Retina in über hundert Bündel von sog. Stäbchenfasern; sie kreuzen sich zwischen Retina und Ganglion untereinander in einer der Längsachse des Ganglions parallelen Linie. Im Innern besteht das Ganglion aus mehreren Schichten, nämlich außer der Stäbchenfaserschicht aus der Rindenzone a) mit der äußeren Körnerschicht (4), b) der retinären Schicht (5), c) der inneren Körnerschicht (6, 8) und der Markzone (7). Rádl, dem wir eine gründliche Durcharbeitung der Sehwerkzeuge verdanken, teilt die einzelnen Schichten anders ein. Er erkennt in dem Augenganglion zwei miteinander verbundene Ganglien: Das äußere wird von der äußeren Körnerschicht, einer Schicht von Ganglienzellen, und von der retinären Schicht, dem zugehörigen Neurofibrillengeflecht gebildet; das zweite von der Markzone, einem Neurofibrillengeflecht mit Zellnestern; zwischen beiden liegt eine Ganglienzellenschicht, die innere Körnerschicht. Aus dem zweiten Ganglion ziehen die fortschreitenden Nervenbahnen als Sehnerv zum Gehirn.

Vergleicht man Netzhaut und Sehganglion der Tintenfische mit der Netzhaut der Wirbeltiere, so zeigt sich eine Ähnlichkeit zwischen Sehganglion der Tintenfische und den sog. plexiformen Schichten der Wirbeltiernetzhaut. Es würde demnach die äußere Körnerschicht und äußere retikuläre (oder plexiforme) Schicht dem

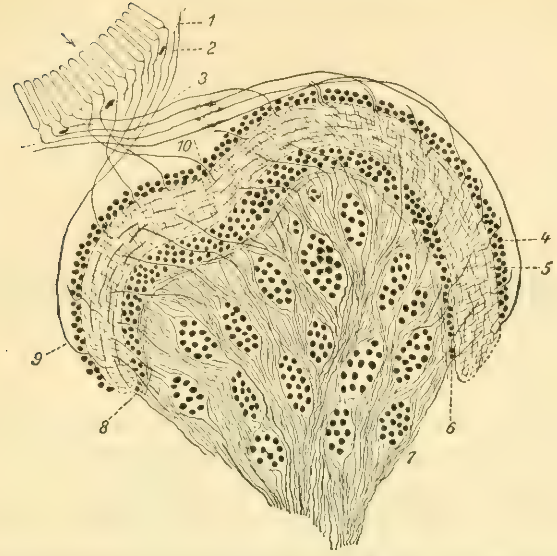


Fig. 52. Schematischer Frontalschnitt durch das Augenganglion von Sepia officinalis, nach Rádl.

1 Netzhaut. 2 Nervenfasern zum Ganglion. 3 Sehfasernkreuzung. 4 Lokalzellen. 5 Nervenfilz des ersten Ganglions. 6, 8 Zellenschicht zwischen erstem und zweitem Ganglion. 7 Zweites optisches Ganglion mit Zellnestern.

ersten, die innere Körner- und retikuläre Schicht dem zweiten Ganglion im Sehzentrum der Tintenfische entsprechen. Es kann hier nur darauf hingewiesen werden, daß Rádl auch bei den optischen Zentren anderer Tiere, wie Würmer und Arthropoden, ähnliche Übereinstimmungen nachweisen konnte: Es bestehen nach ihm nicht nur im optischen Apparat, sondern auch in den bisher ziemlich vernachlässigten nervösen Zentren Strukturen, die mit dem Vorgang des Sehens untrennbar verknüpft zu sein scheinen.

8. Kapitel.

Leibeshöhle, Nieren und Geschlechtsapparat.

Exkretions- und Genitalsystem stehen bei einer Anzahl Tiergruppen, unter denen wir hier die Ringelwürmer und die Wirbeltiere besonders nennen wollen, in einem engen Zusammenhange, der bei Wirbeltieren ein so enger werden kann, daß wir gewöhnt sind, von dem Urogenitalsystem zu sprechen. Beide nehmen ihren Ausgang von einem dritten Organ, der sekundären Leibeshöhle oder dem Coelom. Das Coelom ist ein Hohlraum (oder ein System von Hohlräumen), das von einem Epithel ausgekleidet ist und durch Kanäle nach außen mündet; solche Kanäle sind z. B. die Wimpertrichter der Ringelwürmer u. a. Es hat exkretorische Funktionen, in seiner Wand liegen die Urgeschlechtszellen, entstehen die Geschlechtsprodukte.

Geschlechtsprodukte und Exkrete gelangen im ursprünglichen Falle durch die Nephridien nach außen. Dieser einfache Zusammenhang ist oft verwischt worden; bei höheren Vertretern der oben genannten Tiergruppen sind eng umgrenzte Teile der Leibeshöhle für die Geschlechtsdrüse reserviert worden, die Leitungswege sind selbständig geworden, und das Exkretionssystem hat sich losgelöst und schlägt seine eigenen Entwicklungsbahnen ein. Hierdurch ist die ursprüngliche Bedeutung des Coeloms beschränkt; es ist daher zum Teil rückgebildet worden, so daß erst eine sorgfältige vergleichende Untersuchung unter Zuhilfenahme der Entwicklungsgeschichte die ehemaligen Beziehungen erkennen läßt.

Ein solcher Fall der fortschreitenden Rückbildung des Coeloms unter Fortentwicklung seiner Abkömmlinge findet sich auch bei den Tintenfischen. Unter ihnen besitzt noch der altertümliche Nautilus und die Dekapoden ein größeres Coelom, das bei den Mollusken meist als Perikard bezeichnet wird; bei den Octopodiden ist es zu den sog. Wassergefäßen reduziert. Geschlechtsapparat und Exkretionssystem sind voneinander getrennt.

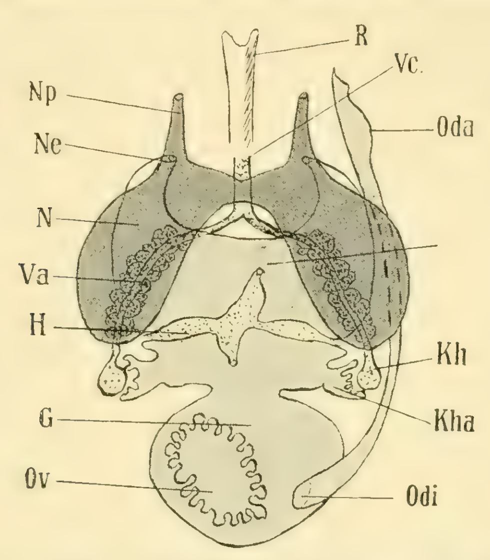


Fig. 53. Harnsäcke und Perikard von Sepia, nach Ziegler.
G Gonadenhöhle. H Herz. Kh Kiemenherz. Kha Kiemenherzanhang. N Niere (dunkelgrau). Ne innere Nierenöffnung. Np Nierenpapille. Oda, Odi äußere, innere Eileiteröffnung. Ov Eierstock. R Enddarm. Vc Kopfvene. Va Venenanhänge. Perikard hellgrau.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen gehen wir näher auf die einzelnen Organe ein und wenden uns zunächst ihrem Mutterboden, dem Perikard, zu.

1. Die Leibeshöhle. Die Leibeshöhle oder das Perikard von Sepia liegt in der hinteren Körperhälfte und enthält in seinem vorderen Teile das Herz mit seinen Gefäßen, die Kiemenherzen mit Anhang, im hinteren Teile die Keimdrüse oder Gonade und den Blindsack mit den an den Lebergängen sitzenden Pankreas-

anhängen (Fig. 53). Die genannten Organe sind vom Leibeshöhlenepithel überzogen und hängen an Mesenterien in diese hinein. Die Gonade öffnet sich ins Perikard — dieser Teil wird als Gonadenhöhle bezeichnet —, ebenso die Kiemenherzanhänge, so daß Geschlechtsprodukte und Exkrete des Anhanges in die Leibeshöhle gelangen können. Eine Verbindung mit der Mantelhöhle wird erstens durch die Leitungswege der Geschlechtsprodukte und zweitens durch die in der Nähe der Nierenpapillen gelegenen inneren Nierenöffnungen vermittelt; beide Verbindungen werden im anderen Zusammenhange weiter unten besprochen werden.

Die Leibeshöhle von Octopus ist stark reduziert und umschließt Herz, Magen und Kiemenherzen nicht mehr. Erhalten sind von dem großen Hohlraume nur die Gonadenhöhle, ferner ein flaschenförmiger Sack mit dem Anhange der Kiemenherzen und die Verbindungen beider, die Wassergefäße, die vom Kiemenherzanhang einerseits und von der Gonadenhöhle andererseits kommend zu einem gemeinschaftlichen Kanal verschmelzen (Fig. 23 Wg.). Dieser öffnet sich in die Niere dicht unter der äußeren Nierenpapille (innere Nierenöffnung oder Nierenspritze).

Die Funktionen der Leibeshöhle bei Sepia und der Wassergefäße bei Octopus sind nicht klar; für den Kiemenherzanhang, die Perikardialdrüse, ist eine exkretorische Funktion festgestellt. Sein Bau ist kurz folgender: Eine Spalte führt in den durch Faltungen der Innenwand mannigfach gekammerten Hohlraum, dessen letzte Verzweigungen von einem besonderen, exkretorisch wirksamen Epithel ausgekleidet werden, Fortsetzungen des Leibeshöhlenepithels. Die Bluträume des Kiemenherzens dringen auch in den Anhang vor, münden aber nicht in seine Höhle.

2. Die Nieren sind weite Säcke mit sehr ungleich entwickelten Wandungen, an die sich die zum Kiemenherzen ziehenden Venen anlegen. Sie liegen zu zweit auf der Unterseite des Eingeweidesackes direkt unter der Körperhaut und münden durch die zwischen Kiemenwurzel und After gelegenen Nierenpapillen nach außen. Vor der Öffnung verschmälern sie sich zu einem mus-

kulösen Harnleiter, in dessen Wandung sich die „innere Nierenöffnung“ der sekundären Leibeshöhle befindet. Die Nieren von Sepia stehen durch zwei Brücken miteinander in Verbindung, von denen die vordere größere sich in der Mittellinie zu einem dritten Nierensacke zwischen Leber, Schulp und dem Magen erweitert und die Pankreasanhänge umschließt. Beim Octopus bleiben aber die beiden Nieren getrennt. Die Nierenwandungen sind dort, wo sich die Venen anlegen, stark verdickt und stülpen sich hier in der Form von traubenartigen Gebilden in den Hohlraum vor; es sind dies die als Venenanhänge bezeichneten exkretorisch wirksamen Teile der Niere. Die Venen, nämlich die Schenkel der Hohlvene, die Mesenterialvenen und die Enden der in diese mündenden kleineren Venen, sind bedeutend erweitert und mit der Wand des Nierensackes fest verbunden. Sie folgen den Einstülpungen der Nierenwand, so daß sich dort, wo sich die Nierenwand in den Nierensack hineinstülpt, eine sackartige Erweiterung der Vene zeigt. Die Venenanhänge von Sepia sind traubenartig gelappt, die der Octopoden mehr keulenartig. Im Nierensack liegen käsige Konkremente verschiedener Zusammensetzung; auch durchgewanderte Blutkörperchen sind zu finden, außerdem fast regelmäßig Parasiten, die Dicyemiden. (Über die vergleichend anatomischen Beziehungen bes. Naef, 1912.)

3. Die weiblichen Geschlechtsorgane sind Eierstock oder Ovarium und Eileiter mit Eileiterdrüse; zu ihnen kommen bei den Zehnarmigen noch die Nidamentaldrüsen in der Mantelhöhle.

Der Eierstock liegt am Hinterende des Körpers (Fig. 22, 54); seine Dimensionen hängen von der Geschlechtstätigkeit ab, so daß zur Laichzeit die umfangreichen Eier die anderen Eingeweide nach dem Vorderende zu verschieben. Er bildet ursprünglich einen Teil der Gonadenhöhle und sitzt an der Stelle, wo die vom Herzen kommende Genitalarterie eintritt. Nach Eintritt der Geschlechtsreife können sich die ursprünglichen Verhältnisse durch Wachstum des Eierstockes verwischen, indem sich der Eierstock ins Perikard vorwölbt. Die einzelnen Eier sitzen wie

kleine Beeren auf kurzen Stielen, die bei Sepia von einigen Hauptzweigen ausgehen, beim Pulp unmittelbar auf der Wand entspringen; in diesem Falle wird natürlich ein viel größeres Stück der Höhle von den Eiern besetzt.

Das Epithel der Leibeshöhle überzieht den ganzen Eierstock und enthält die in der Entwicklung frühzeitig auftretenden Urgeschlechtszellen, aus denen durch Teilung erst die Oogonien und dann die Oozyten hervorgehen. Diese Oozyten wandern in die bindegewebige Grundlage hinein und differenzieren sich in Oozyten- und Follikelkerne, die in Haufen nebeneinanderliegen, jene die Vorläufer der Eikerne, diese der Follikelzellen.

Die junge Oozyte wölbt beim Wachsen die Auskleidung der Eierstockhöhle vor; um sie ordnen sich gleichzeitig die Follikelzellen zu dem Follikelepithel, das durch Bindegewebe vom Überzug des Eierstockes getrennt bleibt. Mit zunehmender Größe schiebt sich das Ei mit dem am Eikern kenntlichen animalen Pole voran in die Eierstockhöhle vor, bis es nur noch an einem dünnen Stiele, der die Blutgefäße enthält, mit dem Eierstock zusammenhängt und so eine neue Beere an der Eierstocktraube bildet. Das Follikelepithel übermittelt dem Ei den Dotter und scheidet außerdem eine feste Hülle, das Chorion, ab; hierbei buchtet es sich zwecks Herstellung einer größeren Oberfläche in das Ei hinein in Form von meist meridional verlaufenden Falten vor, die mit dem Wachsen des Eies durch Zunahme des Dotters verstreichen. Zuletzt werden die Maschen zwischen den anfangs netzartigen Strängen des Chorion bis auf eine Öffnung am animalen Pole ausgefüllt, die Mikropyle zum Durchtritt des befruchtenden Spermatozoon. Durch Platzen des Eierstockepithels wird das Ei frei, fällt in die Eierstockhöhle und wird durch den Eileiter hinausbefördert.

Beim Pulp stehen sämtliche Eier eines Ovar auf derselben Entwicklungsstufe und reifen periodisch heran, während sich bei Sepia alle Entwicklungsstufen nebeneinander finden, die Eierbildung also stetig verläuft. Es hängt dies wohl damit zusammen, daß eine größere Anzahl der großen Sepiaeier nicht nebenein-

ander Platz haben, da das Ovar bei der durch den Schulp bedingten Starrheit der Körperform nicht so ausdehnungsfähig ist wie bei Octopus.

Der paarig angelegte Eileiter ist bei Sepia nur links ausgebildet, bei Octopus beiderseits erhalten. Bei Sepia mündet er zwischen Kiemenwurzel und linker Nierenpapille in die Mantelhöhle. Es sackt sich von dieser nach hinten eine Tasche aus, die Genitaltasche, in die der Endteil mit der Eileiterdrüse hineinhängt (Fig. 22, Edr.). Diese hat Flaschenform, der hintere Bauch

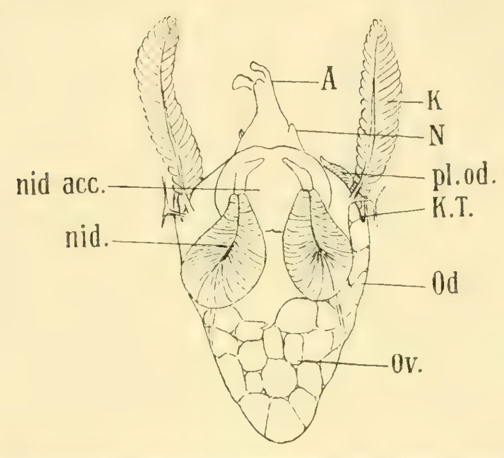


Fig. 54. Weibliche Geschlechtsorgane von Sepia, nach Döring.
A After. K Kieme. K.T. Kiemenwurzeltasche. N Nierenöffnung. pl.od. Eileiterdrüse. Od Eileiter Ov. Eierstock. nid. Nidamentaldrüse. nid acc. akzessorische Nidamentaldrüse.

enthält Drüsenfächer, die den zapfenförmig vorspringenden Eileiter umstehen, der vordere Hals zwei Reihen Drüsenfächer mit vorwärts gerichteter Mündung.

Bei Octopus fehlt die Genitaltasche, der paarige Eileiter enthält in seiner Mitte, im Eingeweidesack unter den Harnsäcken versteckt, die zweiteilige Eileiterdrüse mit vielfach ausgebuchteten, im Kreise angeordneten Drüsenfächern (Fig. 23).

Beide Abschnitte der Eileiterdrüsen liefern ein besonderes Sekret zur Bildung der Eihüllen und des Laiches.

Die Dekapoden zeichnen sich vor den Octopoden noch durch den Besitz der paarigen Nidamentaldrüsen und der einheitlichen akzessorischen Nidamentaldrüse auf der Wand des Eingeweidesackes aus (Fig. 54), deren Sekrete bei der Bildung des Laiches irgendwie beteiligt sind. Die Nidamentaldrüsen mit gabelförmig zu den beiden Seiten eines mittleren Kanals gestellten Fächern münden mit weiter Öffnung dicht hinter den beiden Mündungsfeldern der akzessorischen Drüse in die Mantelhöhle. Das Sekret der letzteren fällt während der Brunstzeit durch seine orangerote Färbung auf. Wie weit gerade diese Drüse beim Laichen beteiligt ist, ist unbekannt. Vielleicht liefert sie einen Stoff zum Anlocken des Männchens.

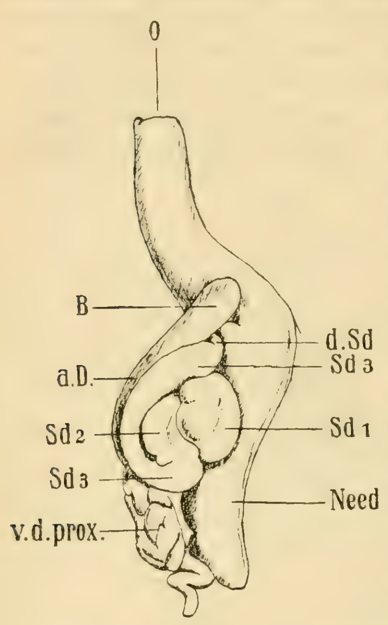


Fig. 55.
Männliche Geschlechtsorgane von Sepia, nach Marchand, Ventralansicht.

Need Needhamsche Tasche. B Blindsack. a.D. Anhangsdrüse. Sd_1, Sd_2, Sd_3 erster, zweiter, dritter Abschnitt der Spermatophorendrüse. d.Sd Ausführungsgang der Spermatophorendrüse. O Öffnung der Needhamschen Tasche (Penis). v.d.prox. proximales vas deferens.

3. Die männlichen Geschlechtsorgane. Der im Hinterende des Eingeweidesackes gelegene Hoden nimmt seinen Ursprung an der Wand des Perikards, und zwar des als Gonadenhöhle bezeichneten, auch bei den Achtarmigen noch in größerem Umfange vorhanden Teiles. Beim geschlechtsreifen Tiere besteht der rundliche Hoden aus einer großen Zahl von schlauchförmigen, geraden Hodenkanälchen, die gegen das Mündungsfeld des Hodens zusammenlaufen. Die Mündung geht in das Perikard, an dessen der Hodenmündung gegenüberliegender Wand sich die Öffnung des ausleitenden Apparates befindet. Die Unter-

schiede zwischen Sepia und Octopus bestehen darin, daß der Hoden von Sepia unterhalb der Gonadenhöhle liegt, bei Octopus in diese vorstößt. Die Entwicklung der Spermatozoen bietet keine Besonderheiten gegenüber dem allgemeinen Entwicklungsgange der Geschlechtsprodukte höherer Tiere. Das die männlichen Keimzellen, Spermatogonien, enthaltende Keimepithel kleidet die Hodenkanäle aus; es liefert durch fortgesetzte Teilungen in der

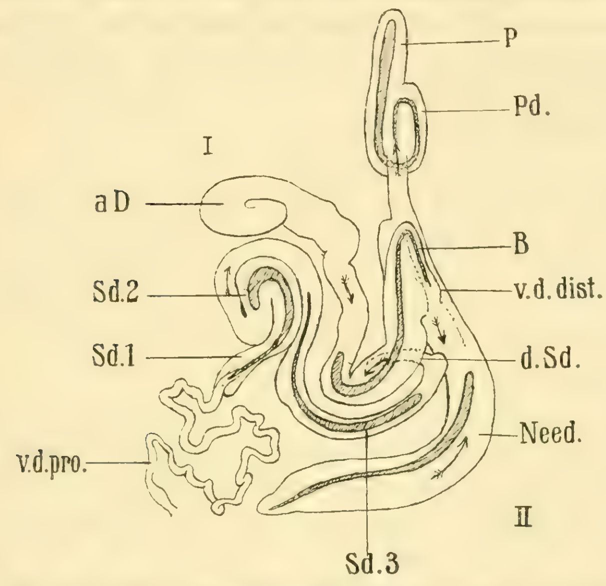


Fig. 56. Entwirrter, männlicher Geschlechtsapparat von Octopus, nach Marchand.
P Penis. Pd. Penisblindsack. I, II Stelle der ersten und zweiten Umkehr. Übrige Bezeichnungen siehe Fig. 55.

Teilungszone die Spermatozyten erster Ordnung, die nach einer Ruhezeit heranwachsen und sich in je zwei Spermatozyten zweiter Ordnung teilen. Diese teilen sich weiter in die zu den definitiven Spermatozoen auswachsenden Spermatiden. Bei der letzten Teilung findet die Reduktion der als Träger der Vererbung aufgefaßten Chromatosomen des Zellkernes auf die Hälfte ihrer Zahl statt.

Die rundliche Spermatide enthält den Zellkern, die Sphäre und die zwei hantelförmig verbundenen Centrosomen oder Zentralkörper. Jedes der genannten Zellorgane liefert einen Teil des Spermatozoons, die Sphäre das Spitzenstück, der Kern den Kopf und das Centrosom das Mittelstück; das Centrosom ist außerdem noch an der Bildung des Schwanzes beteiligt.

Nicht alle Spermatiden erreichen aber die völlige Ausbildung zum Spermatozoon, viele gehen aus unbekannten Gründen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung zugrunde. Ihre zerfallenden Zelleiber liefern, zu Klumpen zusammengeballt, das zum Wachstum der übrigen nötige Material.

Übrigens erreichen die Spermatozoen ihre definitive Gestalt und Größe nicht im Hoden, sondern erst in den einzelnen Abschnitten der ausleitenden Geschlechtswege. Erst in den Spermatophoren finden sich reife Samenfäden, die dann im Seewasser oder unter der Wirkung gewisser Sekrete des weiblichen Geschlechtsapparates nach Verlassen der Spermatophore die zur Befruchtung nötige eigene Beweglichkeit erhalten.

Der Leitungsapparat liegt auf der linken Seite des Eingeweidesackes; er stellt ein langes, vielfach gewundenes Rohr von wechselnder Weite dar mit stellenweise zu großen Drüsenmassen entwickelten Wandungen und einigen Anhangsdrüsen. Das Ganze liegt ursprünglich in einer Tasche der Mantelhöhle, die bei den Dekapoden mit dieser auch noch kommuniziert, nicht bei den Octopoden, und bildet ein leicht aus dem Zusammenhange mit den übrigen Eingeweiden herauszulösendes Paket rückwärts von den Harnsäcken und den zu- und abführenden Kiemengefäßen.

Im einzelnen sind folgende Teile zu unterscheiden (Fig. 55, 56): An der Genitalhöhle entspringt der Hodenöffnung gegenüber das erste (proximale), mit Flimmerepithel ausgekleidete Vas deferens (Fig. v. d. prx.), das sich nach einem vielfach geschlängelten Verlaufe zur Spermatophorendrüse erweitert (Fig. Sd.). Die Windungen dieser aus drei hintereinander liegenden, undeutlich ab-

gegrenzten Abschnitten bestehenden Drüse haben ungefähr die Form eines liegenden S. Ein schmaler Ausführungsgang führt in die große, auf der linken Seite gelegene akzessorische Drüse (Prostata), die er fast an der Eintrittsstelle wieder verläßt, um in einen zweiten Anhang, den spitzen Blindsack, einzumünden (Fig. B.). Aus diesem geht das zweite (distale) Vas deferens zum Hinterende der Needhamschen Tasche (Fig. Need.), einem schlauch- oder sackförmigen Organe, das zwischen Kieme und Enddarm in die Mantelhöhle mündet.

Von Art zu Art ergeben sich zahlreiche mehr oder minder große Unterschiede, von denen die wichtigsten zwischen dem Apparat von Sepia und dem von Octopus erwähnt sein mögen. Bei Sepia findet sich an der Kiemenwurzel die Genitaltasche, in die das Paket des ausleitenden Geschlechtsapparates bruchsackartig hineinhängt. Es besteht nun eine direkte Verbindung zwischen dieser allen Zehnarmigen zukommenden Tasche mit dem Leitungswege in Gestalt eines mit Flimmern ausgekleideten Kanales zwischen dem distalen Ende der Spermatophorendrüse und der Kiemenwurzeltasche. Die Bedeutung dieses wohl rudimentären Organes, das den Achtarmigen fehlt, ist unbekannt.

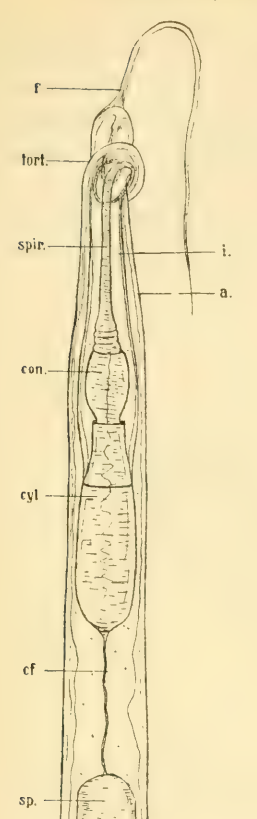
Bei den Achtarmigen mündet die Needhamsche Tasche nicht unmittelbar nach außen, sondern durch einen muskulösen Penis (Fig. 56 P.) mit einer blindsackartigen Erweiterung. In dem Leitungsapparat wird die Spermatophore (s. u.) gebildet, doch ist der Anteil der verschiedenen Abschnitte nicht klargestellt. Der erste, proximale Teil des Vas deferens enthält stets nur Spermamassen, die unter beständiger Drehung durch die Flimmerzellen die Spermatophorendrüse passieren. Hier erhalten sie ihre verschiedenen Hüllen unter Anfügung der Sekrete des projektilen Schlauches. Die Spermatophore der Zehnarmigen soll im dritten Abschnitt der Spermatophorendrüse im wesentlichen fertig sein, doch sind wenigstens bei den Achtarmigen noch akzessorische Drüse, Blindsack und, wie die drüsigen Wandungen andeuten, wohl auch die Needhamsche Tasche in irgendeiner Weise beteiligt.

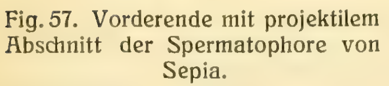
Die Richtung des Leitungsweges weist scharfe Knickungen auf, denen die lange Spermatophore nicht folgen kann, nämlich an der akzessorischen Drüse (I) und am Grund der Needhamschen Tasche (II). An beiden Punkten, aber nicht im Blindsack, findet, wie die Lage der Spermatophoren zeigt, eine Umkehr statt wie bei Eisenbahnzügen auf den Rangiergeleisen der Kopfstationen (Fig. 56).

Die Spermatophoren. Die Spermatozoen werden portionsweise in die Samenpatronen oder Spermatophoren verpackt, die in leider noch nicht untersuchter Weise innerhalb der einzelnen Abschnitte der ausleitenden Geschlechtswege gebildet werden. Ist auch Größe und Form bei den einzelnen Arten recht verschieden, so stimmen sie doch in den Hauptzügen überein. Sie bestehen aus einem festen, vorne offenen Gehäuse, das in sich hinten den Spermaschlauch mit den Spermatozoen und vorne den projektilen Schlauch, den Ausschleuderapparat, birgt. Das walzenförmige Gehäuse besitzt an der Öffnung eine in einen freien Faden auslaufende Kappe zum Verschluß gegen vorzeitige Explosion durch Eindringen des Wassers (Fig. 57f.). Es besteht aus der harten Wand und einer quellbaren Gallertschicht, die durch eine innere Grenzhaut begrenzt ist (Fig. 57, i. a.).

Der durch einen Zwischenraum getrennte Spermaschlauch (Fig. 57, sp.) ist sehr dünnwandig, bei den Octopoden spiralig aufgerollt und enthält die stets in feinen Schraubenlinien angeordneten Spermatozoen.

Der projektile Schlauch (Fig. 57) ist verwickelter gebaut; vorn an der Mündung geht er in das Gehäuse, hinten durch ein kürzeres oder längeres fadenartiges Verbindungsstück in den Spermaschlauch über. Der vordere Abschnitt des projektilen Abschnittes ist die Trompe, die bei Sepia gegen die Mündung in mehreren Windungen zusammengedrängt ist, bei Octopus korkzieherartig aufgewunden ist, bei Eledone gestreckt bleibt, der hintere die Flasche mit einem konischen und einem zylindrischen Teile. Die Wand besteht aus mehreren Schichten, der Inhalt aus quellbarem, klebrigem Sekret. Die Figuren geben wohl die beste




Fig. 57. Vorderende mit projektilem Abschnitt der Spermatophore von Sepia.

a äußere Wand. i innere Wand. cf Verbindungsstück. con. kegelförmiger, cyl zylindrischer Teil der Flasche. f Faden. sp. Spermaschlauch. spir. Spiralteil der Flasche. tort. Windungen der Trompe.

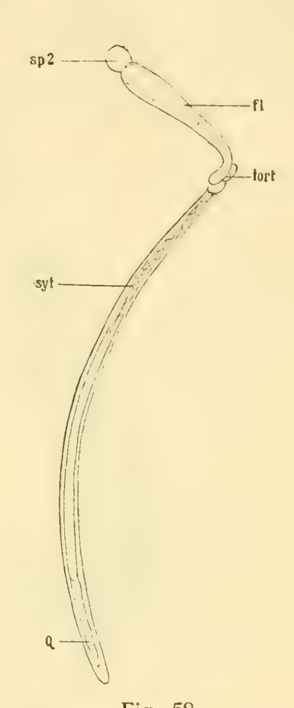


Fig. 58. Explodierende Spermatophore von Sepia, nach Marchand.

fl Flasche. Q Quellsubstanz. syt Spermaschlauch. sp_2 sekundärer Spermabehälter. tort Windungen der Trompe.

Vorstellung von diesen eigenartigen Gebilden; die Spermatophore von Sepia ist ungefähr 6—10 mm je nach Größe des Tieres, beim Kalmar 12 mm, bei Octopus 60—80 mm lang.

Wir kommen nun zur Explosion der Spermatophoren, die, kurz gesagt, in einer Ausstülpung des projektilen Schlauches be-

steht, nachdem der Verschluß gelockert ist. Hierbei wird die Außenwand des Schlauches zur Innenwand und umgekehrt. Gleichzeitig wird der Spermaschlauch aus dem Gehäuse in den umgestülpten projektilen Schlauch gezogen, der nun zum zweiten, sekundären Spermabehälter wird. Später reißen die Hüllen, das Gehäuse fällt ab, und die Spermatozoen werden frei (Fig. 58). Die Quelle der zur Umstülpung nötigen Energie liegt wohl in

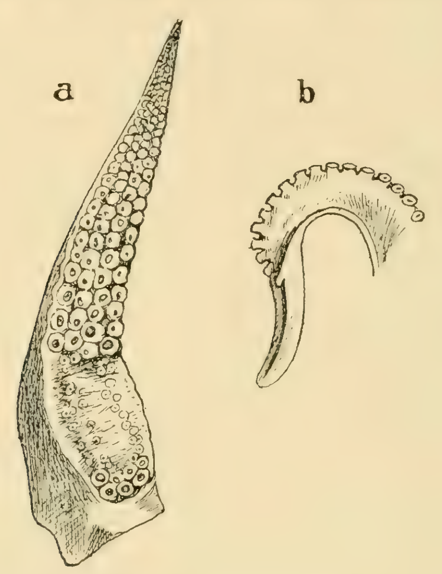


Fig. 59. Hectokotylus
a von Sepia $^1/_1$.,
b von Octopus (Spitze vergrößert).

der Wasseraufnahme entweder durch die Gehäusewand oder durch die Öffnung und in der Aufquellung der Gallertschichten.

Der Hektokotylus. Die Übertragung der Spermatophoren auf das Weibchen geschieht mit Hilfe eines zu diesem Zwecke umgebildeten Armes des Männchens, des Hektokotylus oder Begattungsarmes.

Die den Arm treffenden Veränderungen sind von Gattung zu Gattung verschieden und stehen jedenfalls mit der Art und

Weise der Begattung in Beziehung, ohne daß jedoch der ursächliche Zusammenhang bisher nachgewiesen werden könnte.

Bei Sepia ist der linke Arm des vierten (Bauch-)Armpaares — die Tentakel nicht mitgezählt — umgewandelt worden, während der entsprechende Arm der rechten Seite normal entwickelt ist (Fig. 59 a). Die Umwandlung betrifft das untere Drittel des Armes, der hier bedeutend breiter ist. Die unteren zwei bis vier Saugnäpfe jeder Reihe unterscheiden sich nicht von denen anderer Arme; die folgenden sechs bis sieben Saugnäpfe jeder Reihe sind dagegen sehr klein und rudimentär. Sie sitzen paarweise genähert in je zwei Reihen an der rechten und linken Seite der die Saugnäpfe tragenden Fläche und lassen zwischen sich einen breiten Streifen frei. Besonders sind die Saugnäpfe selbst reduziert, während ihre Stiele bedeutend verlängert sind; sie verschwinden aber in der netzartig gefalteten, drüsenreichen Haut der Unterseite. Vom zehnten oder elften Saugnapfe an haben die Saugnäpfe wieder normale Größe und Stellung.

Der Hektokotylus des Kalmar, Loligo, ist ebenfalls der linke vierte Arm. Doch bestehen hier die Veränderungen darin, daß vom 22. oder 24. Saugnapf der Saugnapf selbst kleiner und kleiner wird. Dafür verbreitern und strecken sich die Stiele der in zwei Reihen stehenden Saugnäpfe und werden zu Papillen, die allmählich an Größe abnehmen und bis zur Spitze des Armes ziehen; so können bis 40 Papillen gezählt werden.

Bei den achtarmigen Tintenfischen beruht die Umbildung zum Hektokotylus nicht nur in einer Rückbildung der Saugnäpfe. Beim Pulp ist der dritte Arm rechts der Hektokotylus. An der Trichterseite des etwas kürzeren Armes zieht eine schmale, durch eine Hautfalte gebildete Rinne entlang. Sie öffnet sich in den von den Armen gebildeten Trichter und endet an der Armspitze in einen kleinen löffelartigen Ansatz, eine Greifplatte (Fig. 59 b). Hier fehlen die Saugnäpfe, dafür sind eine Anzahl Querleisten zu sehen; von der Unterseite greift ein Hautzipfel fingerförmig herüber.

Die Spermatophore wird wahrscheinlich durch den Trichter zwischen die Arme vor den Mund gebracht und dann durch peristaltische Bewegungen der Rinne zur Greifplatte befördert.

Der höchste Grad der Umwandlung wird beim Hektokotylus des Argonauta-Männchens erreicht. Der Dimorphismus der Geschlechter bei Argonauta kommt schon in einem bedeutenden Größenunterschied zum Ausdruck: Die Männchen

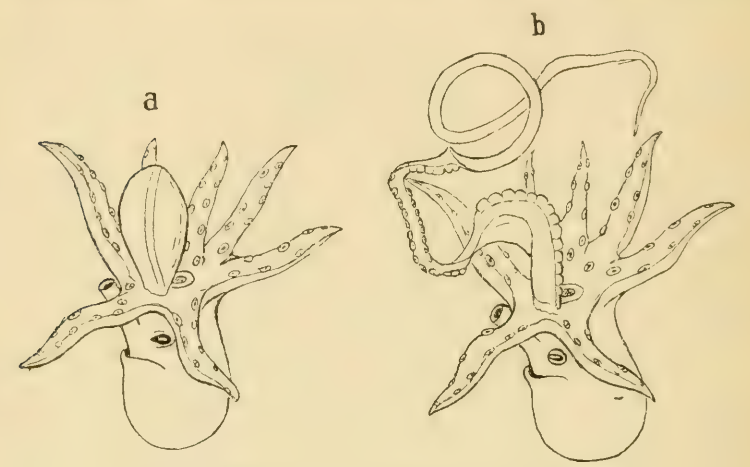


Fig. 60. Männchen von Argonauta nach Müller.
a Hektokotylus im Säckchen. b Hektokotylus frei.

sind Zwerge und kaum 1,5 cm lang, die Weibchen groß und sitzen in einer Schale (Fig. 12 u. f.). Es wird eine einzige, dafür sehr lange, aber einfach gebaute Spermatophore gebildet.

Der Hektokotylus von Argonauta, der dritte linke Arm, liegt in einem pigmentierten Säckchen eingeschlossen. Der Arm wird durch Platzen des Säckchens frei, dessen Wände sich über die Oberseite des Armes zurückschlagen und hier eine Blase bilden; sie birgt später zeitweilig die Spermatophore. Der basale Teil des im Verhältnis zu den übrigen Arten sehr langen Hektotylus ist mit zwei Reihen von Saugnäpfen besetzt, die distale Hälfte ist lang, peitschenartig, ohne Saugnäpfe (Fig. 60).

An dem Hektokotylus von Argonauta ist seine Selbständigkeit besonders auffällig. Er löst sich bei der Begattung los, kriecht auf der Schale und dem Mantel des Weibchens umher und gelangt schließlich auch in die Mantelhöhle. Der hohle, peitschenförmige Anhang dringt durch die Eileitermündung tief in den Eileiter hinein und vermittelt das Übertreten der Spermatozoen.

Die selbständigen Bewegungen, der eigentümliche Bau des Hektokotylus ließen die ersten Beobachter in ihm einen in der Mantelhöhle parasitierenden Wurm vermuten; in dieser Annahme wurden sie durch den komplizierten Bau, durch das Vorhandensein des nervösen Achsenstranges, durch die Fortdauer der Zirkulation bestärkt. Später vermutete man in dem Hektokotylus die Männchen von Argonauta, bis es dann endlich H. Müller gelang, in Messina die Männchen selbst zu beobachten. Ob der Hektokotylus des Argonauta-Männchens und verwandter Formen, bei denen dieser Arm ebenfalls auf Reisen geht, regeneriert, steht noch nicht fest.

---

9. Kapitel.

Entwicklungsgeschichte.

1. Die Begattung.

Die Begattung von Octopus spielt sich folgendermaßen ab Männchen und Weibchen, die durchaus nicht immer dieselbe Größe haben, sitzen in einiger Entfernung, ungefähr in Armlänge, nebeneinander am Boden. Das Männchen läßt das Ende seines Hektokotylus einige Zeit auf dem Körper des Weibchens spielen und führt dann das äußere Ende in die Mantelöffnung ein. Der Reiz des eingeführten Armes wird vom Weibchen mit einigen heftigen Zuckungen beantwortet; doch macht es keine Fluchtbewegungen, atmet ruhig weiter und bleibt während der Dauer der Begattung scheinbar teilnahmlos. Über den Hektokotylus laufen von Zeit zu Zeit wellenförmige Bewegungen vom Körper zur Spitze, wodurch wohl die aus der Mantelhöhle durch den Trichter in die Falte am Hektokotylus gewanderten Spermataphoren nach der Armspitze befördert werden. Der Löffel am Ende des Hektokotylus befestigt sie neben der Öffnung des einen Eileiters. Die Mündungen der Eileiter liegen jede für sich in den beiden Hälften der durch den mittleren Mantelschließer halbierten Mantelhöhle. Die Begattung erfolgte in dem beobachteten Falle doppelseitig, indem der Begattungsarm erst an der einen und dann an der anderen Ecke der Mantelöffnung eingeführt wurde, der Wechsel erfolgte unter einigem Sträuben des Weibchens. Ein eigentlicher Kampf oder ein Liebesspiel mit gegenseitigem Katzbalgen, wie er nach anderer Seite der Begattung vorausgehen soll, findet wohl

nur in dem Falle statt, wo das Weibchen nicht brünstig ist, oder schon begattet war; dies geht daraus hervor, daß ein im Aquarium von demselben Männchen mehrfach (in acht Tagen täglich zwei- bis dreimal) begattetes Weibchen das Männchen nicht mehr annahm und den Hektokotylus abwehrte. Die Begattung erfolgte besonders abends. Will das Weibchen sich während der Begattung entfernen, nähert sich irgendein Störenfried, so rollt das Männchen einen der Rückenarme auf und schwingt ihn drohend umher, wobei eine tiefschwarze Färbung seinen Unmut kennzeichnet. Die Eifersucht führt bei mehreren Männchen und einem Weibchen zu grimmigen Kämpfen. Im übrigen verhalten sich die einzelnen Arten recht verschieden, doch fehlen eingehende Beobachtungen. Männchen und Weibchen von Sepia sieht man stundenlang Kopf gegen Kopf mit verschlungenen Armen dicht am Grunde des Aquariums schweben; die Spermatophoren werden an der Mundhaut befestigt.

Die Männchen der Zehnarmigen wittern die Weibchen auf weite Entfernung; es gründet sich hierauf ein Verfahren der Fischer, die liebebedürftigen Männchen sicher zu fangen, worüber beim Fang das nähere zu lesen ist.

Einige Zeit nach der Begattung von Octopus enthält der infolge der Falten in der Wand sehr erweiterungsfähige Endabschnitt des Eileiters die schon explodierten Spermatophoren. Der Vorgang spielt sich wohl folgendermaßen ab: Die vom Männchen an der Eileitermündung befestigte Spermatophore explodiert; das heraustretende sekundäre Spermareservoir schiebt sich durch die Öffnung immer tiefer in den Eileiter hinein; seine Wandungen lösen sich auf und lassen die Spermatozoen frei, die durch die Schleimmassen des Reservoirs am Entweichen in die Mantelhöhle verhindert werden und zwischen den Falten des Eileiters stecken bleiben. Die Befruchtung findet in dem Augenblicke statt, wo ein Ei passiert und durch seinen Druck auf die Wandungen der Eileiterdrüse deren Sekrete und zugleich eine Portion Sperma entleert.

2. Entwicklungsgeschichte.

Furchung. Die verhältnismäßig sehr großen Eier der Tintenfische gehören zu den telolezithalen, meroblastischen Eiern, d. h. es sind Eier, in denen der reichlich vorhandene Nahrungsdotter das Protoplasma oder den Bildungsdotter nach dem einen, spitzeren Pole drängt; dieser Pol ist der animale Pol, von ihm gehen die Entwicklungsvorgänge aus, der andere Pol ist der vegetative. Der Dotter stellt eine Art Ballast für die Furchung dar,



Fig. 61.
Eier von Sepia an einem ins Wasser gefallenem Zweige nach Jatta. $^{4}/_{5}$.

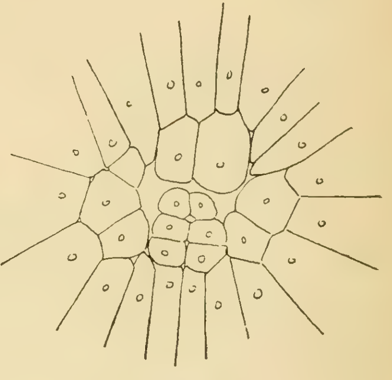


Fig. 62.
Keimscheibe von Sepia. Furchung nach Vialleton.
Am Rande Blastokonen.

deren bei dotterarmen Eiern zu regelmäßiger Zerschnürung des Eies führender Verlauf dahin verändert wird, daß sich nur der Bildungsdotter am animalen Pole furcht; diese partielle Furchung führt zur Bildung einer Keimscheibe. Die typische Entwicklung einer Furchungskugel, die Anlage des Urdarmes in der Gastrulation wird verwischt, und die bei dotterarmen Eiern mit totaler Furchung so klare Bildung der Keimblätter erfordert bei den Eiern der Tintenfische zu ihrer Aufklärung ein eingehendes Studium.

Die erste Furche liegt in der Symmetrieebene des Eies; sie beschränkt sich auf den animalen Pol, so daß es nicht zu einer Zerteilung des Eies in zwei Furchungshälften kommt. Senkrecht zur ersten Furche steht die zweite, die das Ei in vier Segmente zerlegt. Die nun folgenden Furchen gruppieren sich symmetrisch zur ersten Furche, doch so, daß bald ein vorderer und ein hinterer Abschnitt erkennbar wird und die Keimscheibe zunächst einen zweiseitig-symmetrischen Bau aufweist (vergl. Fig. 62). Die

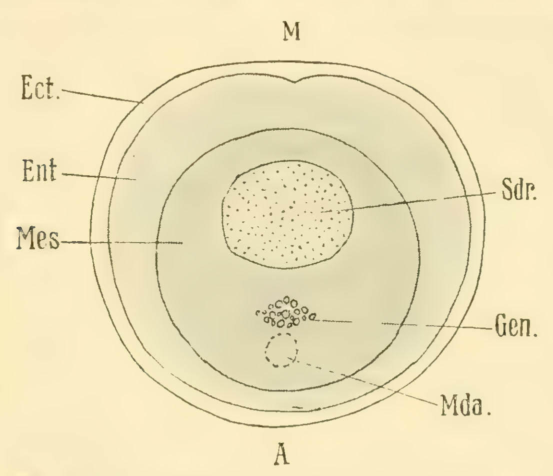


Fig. 63. Keimscheibe nach Teichmann.
A Afterseite. M Mundseite. Ect. Ektoderm. Ent Entoderm. Mes Mesoderm. Gen. Genitalanlage. Sdr. Schalendrüse. Mda. Mitteldarmanlage.

Randzellen der Keimscheibe sind gegen den Dotter nicht abgegrenzt und werden als Blastokonen, Furchungskegel, bezeichnet. Mit dem Auftreten neuer Furchungen wird der zweiseitige Bau verwischt und mit Abschluß des ersten Stadiums stellt die Keimscheibe eine gleichmäßig nach allen Seiten geformte Kappe am animalen Pole dar.

Bildung der Keimblätter. An die Bildung der Keimscheibe schließt sich die des Dotterepithels an, indem Zellen sich von dem Rande der Keimscheibe ablösen und über den Dotter hinwandern, bis sich eine äußerst dünne Zellage zum vegetativen

Pole hinzieht. Gleichzeitig schiebt sich der Rand der Keimscheibe weiter vor und überdeckt das Dotterepithel. Die Zellwucherung, der die Zellen des Dotterepithels ihren Ursprung verdanken, geht von einer bestimmten Stelle des Randes der Keimscheibe aus und zieht sich, allmählich vorrückend bis zu der gegenüberliegenden Stelle, wo der so gebildete Ring zum Schluß kommt (Fig. 63). Ein Einschnitt kennzeichnet diese Stelle auch noch auf späteren Stadien, wenn der Zellring, von allen Seiten zum animalen Pole anwachsend, sich zu einer geschlossenen Zellage unter der ursprünglichen, einschichtigen Keimscheibe verwandelt hat. Dieser Einschnitt stellt die Seite des späteren Mundes dar, die die Stelle, wo die Zellwucherung einsetzte, die des Afters (Fig. 63, M., A.). Die äußere erste Zellschicht ist das Ektoderm oder das äußere Keimblatt, die innere das Entoderm oder innere Keimblatt. Dicht am Entstehungsorte der Entodermzellen sondern sich einige besonders große Zellen aus den Ektodermzellen heraus, schieben sich zwischen Ekto- und Entoderm ein und beginnen nun in der für das Entoderm geschilderten Weise nach der Mundseite vorzuwachsen, zunächst in der Form eines an der Mundseite offenen Ringes, der zu einer zwischen Ektoderm und Entoderm gelegenen Zellschicht auswächst; sie ist als Mesoderm anzusprechen (Fig. Mes.). An der Einwucherungsstelle bleiben einige große, helle Zellen liegen: die Genitalanlage, die sich also schon frühzeitig herausbildet (Fig. 63, Gen.). Auf demselben Stadium beginnt sich die Schalendrüse in das Ektoderm einzusenken und hinter der Genitalanlage schiebt sich aus dem Entoderm ein Zellpfropf in die Tiefe, die erste Andeutung des künftigen Mitteldarmes.

Bildung der äußeren Form. Nach erfolgter Bildung der Keimblätter machen sich auch in den Umrissen des Eies größere Veränderungen bemerkbar, die schließlich zur Prägung der äußeren Körperform führen. Der zuerst sichtbare Teil ist der Mantel, der sich aus einer Verdickung am animalen Pole in Form einer wallartigen Anlage entwickelt (Fig. 64, m.).

Innerhalb des Mantelwalles senkt sich die Schalendrüse in die Keimscheibe hinein (Fig. 66, Sdr.), vor ihr erheben sich auf der

Mundseite der Keimscheibe die Augenanlagen in Gestalt von zwei bohnenartigen Wällen mit grubenförmiger Einsenkung in der Mitte (Fig. 66, An.). Zwischen den Augenanlagen legt sich die Mundöffnung in Form einer quergestellten, ovalen Grube an, zwischen Augen und Mantelwulst die beiden hinteren Trichterfalten (Fig. Th.). Am Rande der Keimscheibe wölben sich zunächst an der Mundseite die Anlagen der Arme vor, die allmählich nach beiden Seiten um das Ei herumwachsen und auf späteren Stadien zur Abtrennung

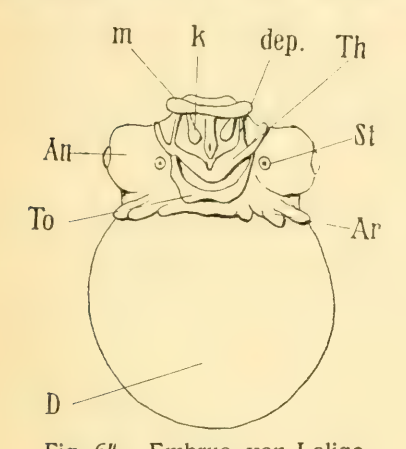


Fig. 64. Embryo von Loligo nach Korschelt.
Ar. Arme. D Dottersack. dep. Depressor infundibuli. m Mantelfalte. Übrige Bezeichnungen siehe Fig. 66.



Fig. 65. Älterer Embryo von Loligo nach Korschelt.

der Embryonalanlage von dem größten Teil des Eies, dem sich mehr und mehr loslösenden Dottersack, führen (Fig. 64, Ar.). Fast gleichzeitig zeigen sich auf der Afterseite die Kiemenfalten (Fig. 64, k.), zwischen den hinteren weit hineingreifenden Trichterfalten und dem Mantel, außerdem die vorderen Trichterfalten (Fig. 64, Tv.) dicht an den zuerst entstehenden Armen und mit ihnen zusammen die Einsenkungen der Statozysten (Fig. 64, 66, St.). Vordere und hintere Trichterfalten schließen sich zu einem kreisförmigen Wulste zusammen, innerhalb dessen die birnförmigen Kiemen und der sich zwischen ihnen einstülpende After zu liegen

kommt. Die paarige Anlage des Trichters bleibt bei Nautilus zeitlebens erhalten.

Der Dottersack wird bei dem Fortschreiten der Entwicklung von der Keimscheibe umschlossen und besitzt dann eine aus Ecto-, Meso- und Entoderm bestehende Hülle. Mit dem Wachsen des Embryos wird er in einen inneren und in einen äußeren Dottersack zerlegt; dieser führt rhythmische Kontraktionen aus, die wohl der Beförderung des Dotters in den sich mehr und mehr abhebenden Embryo dienen und eine Durchmischung des ganzen Inhaltes befördern, der sonst in den Randlagen an bestimmten Stoffen verarmen würde. Die Schalendrüse schließt sich, als Rest umgeben von dem Mantelwulst bleibt eine flache Einsenkung, seitlich der die Flossen entstehen.

Der Mantelwulst wird zum Mantel, indem sich sein Rand loslöst und sich bei weiterem Wachstum über die Kiemen hinüberwölbt. Hierdurch ist der Anfang der späteren Mantelhöhle geschaffen, in die dann der After und die median von den hinteren Trichterfalten entstehenden Herabzieher des Trichters einbezogen werden.

Auf der Mundseite wachsen die hinteren Trichterfalten zusammen und bilden später den Halsmuskel, an ihrer Vereinigungsstelle entsteht der Nackenknorpel.

Die vorderen Trichterfalten bilden den eigentlichen Trichter. Sie vereinigen sich auf der Afterseite, ihre inneren Ränder lösen sich los, wölben sich empor, um sich in der Mitte zu vereinigen und die spätere ventrale Wand des Trichterrohres zu bilden. An den Enden unterbleibt die Verwachsung, es entstehen so die Ein- und Ausströmungsöffnung.

Von den Armen legt sich zuerst das ventrale (vierte) Paar an, dann nach der Reihe die anderen, zuletzt das dorsale (erste).

Das sich an zweiter Stelle bildende, vierte, Armpaar läßt ein beschleunigtes Wachstum erkennen, und bildet später die langen Fangarme der Dekapoden. Sie senken sich an ihrer Basis ein und kommen so in taschenähnliche Vertiefungen zu liegen, in die sie bei Sepia zurückgezogen werden können.

Der Mund, der anfänglich außerhalb des Armkranzes liegt, wird hinübergezogen und von den dorsalen Armen umschlossen. Der äußere Dottersack liegt zwischen Mund und After, also ventral und ebenfalls innerhalb des Armkranzes. Er schwindet mit dem Wachstum des Embryos und ist beim Ausschlüpfen aus dem Ei verbraucht.

Die Chromatophoren erscheinen frühzeitig auf der Mundseite des Mantels, später auch auf Kopf und Armen.

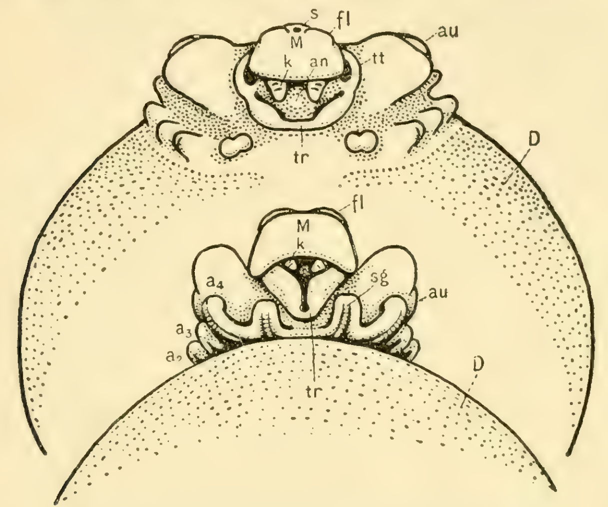


Fig. 66. Keimscheiben von Sepia nach Naef.
D Dottersack. au Augenanlage. an After. a_2—a_4 Anlage der Arme. k Kieme. M Mantel. fl Flosse. tr Trichter. sg Saugnäpfe. tt Trichterfalten.

Es bestehen keine grundsätzlichen Unterschiede in der Entwicklung der uns beschäftigenden Formen Octopus, Sepia und Loligo; sie beziehen sich, abgesehen von dem Mangel der Flossen und der Fangarme bei Octopus besonders auf die Größe des Dottersackes, indem bei kleinem Dottersack wie bei Octopus die erste Anlage des Embryos eine mützenförmige Form hat, bei größerem Dottersacke (Sepia) aber flächenhaft bleibt. Auch bei Octopus wird eine Schalendrüse angelegt; doch tritt sie äußerlich wenig hervor, da sie nur in ihren Randteilen in Form zweier

kleiner Säckchen erhalten bleibt, in denen die Mantelspangen abgeschieden werden. Die Flossenanlagen bilden sich frühzeitig wieder zurück.

Ferner sei bemerkt, daß die Jungen von Octopus das Ei als Larven verlassen; sie besitzen einen feinen Pelz, dessen Haare büschelweise in Zellen der Oberhaut gebildet werden.

Organe des äußeren Keimblattes. Entwicklung des Zentralnervensystems. Die Entwicklung der im Kopfknorpel zum Gehirn vereinigten Ganglien zeigt deutlich, daß wir es nicht mit einer einheitlichen Bildung wie im Gehirn der Wirbeltiere zu tun haben. Die einzelnen Ganglien entstehen jedes für sich aus dem Ektoderm, um später miteinander zu verschmelzen. An der Bildung des Nervensystems sind die sogenannten Kopflappen, Ektodermwülste um die Augenanlage in hervorragender Weise beteiligt.

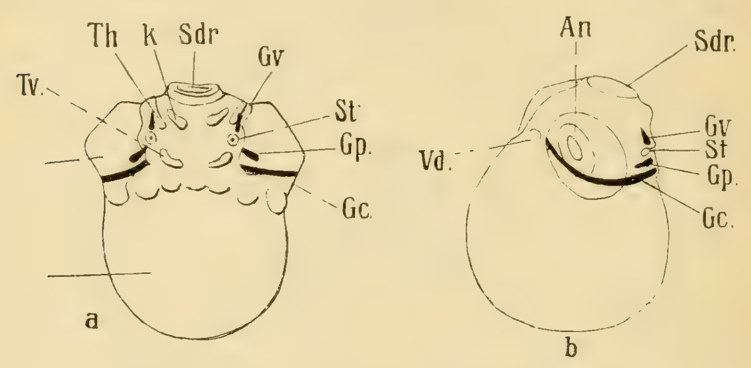


Fig. 67. Embryonen von Loligo nach Faussek.
a von vorn, b von der Seite.
An Auge. Gc. Oberschlundganglion. Gp. Pedalganglion. Gv Viszeralganglion. k Kieme. Sdr Schalendrüse. St Statozyste. Th, Tv. hintere, vordere Trichterfalten.

Die Ganglien der Oberschlundmasse (Zerebral- und Zentralganglien) nehmen ihren Ursprung von einer Ektodermverdickung, die auf beiden Seiten unter dem Auge auf der Afterseite beginnt und an der Augenanlage vorbei, allmählich schmäler werdend, zur Mundseite zieht (Fig. 67, Gc.). Dieser Zellstrang ist zugleich der

Mutterboden für die Augenganglien, die aus dem mittleren Teile hervorgehen, während der Teil am Munde die Kopfganglien liefert, der Abschnitt am After zum Aufbau des weißen Körpers verwendet wird.

Die Anlagen der Pedalganglien entstehen früher als die der Gleichgewichtsorgane, zwischen diesen und den Armanlagen als zwei zunächst noch weit getrennte Streifen, die bei weiterem Wachstum nach oben mit den Oberschlundganglien und später auch untereinander in Verbindung treten (Fig. 67, Gp.).

Die vorderen Abschnitte liefern das rechte und linke Brachialganglion, von dem aus die Armnerven in die Arme hineinwachsen.

Die Viszeralganglien werden von zwei Ektodermverdickungen zwischen den Statozysten und der Schalendrüse an der Afterseite geliefert (Fig. 67, Gv.). Sie verwachsen vorn mit den Pedalganglien und untereinander zu einer kompakten Masse, von der die Mantel-, Eingeweide- und hinteren Trichternerven ausgehen.

Die Buccalganglien sollen sich von den Zerebralganglien abschnüren, während die Stellarganglien selbständigen Ursprung haben und erst nachträglich durch die Mantelnerven mit dem Viszeralganglion in Verbindung treten.

Merkwürdig ist die Entstehung des weißen Körpers aus dem Ektoderm, während sonst die zum Blutgefäßsystem gehörenden Organe sich vom Mesoderm ableiten; der weiße Körper geht aus einer kleinen, am unteren Rande des Auges gelegenen Ektodermeinstülpung hervor. Anscheinend wandern in diese Anlage im Verlaufe der späteren Entwicklung Elemente des Mesoderms ein, und machen so den „weißen Körper“ zur Bildungsstätte der Blutkörperchen.

Die oben erwähnten Anlagen der Statozysten wachsen in die Tiefe und hängen zunächst noch durch einen kleinen Kanal mit der Außenhaut zusammen, bis sich auch dieser loslöst und als blindgeschlossenes Anhängsel dem Bläschen in die Tiefe folgt. Dieser sog. Köllikersche Kanal ist mit dem Recessus vestibuli am Gehörorgan der Wirbeltiere vergleichbar. Auf der Innenwand der flimmernden Blase legen sich Sinnesplatten und -leisten zunächst

gemeinschaftlich an; am einen Ende wird der Statolith ausgeschieden. Mit dem Fortschreiten der Entwicklung werden beide Bläschen tiefer und tiefer in den Kopf hineinverlagert, kommen in der Mittellinie zur Berührung und werden von Knorpelmassen umlagert (Fig. 67, St.).

Die Augen sind, wie oben erwähnt, schon frühzeitig an der Keimscheibe als eirunde Ektodermscheiben zu bemerken, die rings von einer Ektodermfalte umwachsen werden. Der Boden der so gelieferten Tasche bildet aus sich die spätere Netzhaut; die Falte wölbt sich über die Tasche hinweg und durch Verschmelzung ihrer Ränder entsteht eine Augenblase. Die Außenwand liefert das Corpus epitheliale, den Mutterboden der Linse. Um die

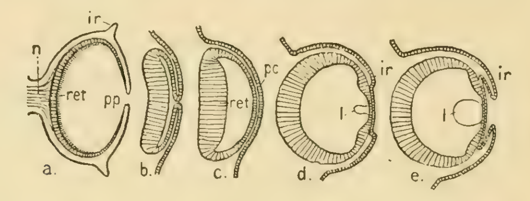


Fig. 68. Entwicklung des Auges nach Naef.
a Auge von Nautilus. b—e Entwicklungsstufen eines Dibranchiatenauges. n Sehnerv. ret Netzhaut. ir Iris. l Linse. pp primäre Sehöffnung. pc primäre Cornea.

Augenblase erhebt sich eine neue Ringfalte, die Iris, ihre Öffnung ist die Pupille. Die Augenstiele werden sodann von zwei Hautfalten umwachsen, die die sich weit bis an den Kopfknorpel hinziehende äußere Augenhöhle einschließen. Sie verwachsen bei den Dekapoden über dem Auge bis auf die mehr oder minder große Tränenöffnung und bilden vor der Pupille die durchsichtige Cornea. Bei den Octopoden liefern sie die beiden Augenlider, da die Öffnung sich nicht durch Verwachsen der Falten schließt.

Aus der Entwicklung des Cephalopodenauges geht hervor, daß die große Ähnlichkeit mit dem Wirbeltierauge nur eine äußerliche ist. Bekanntlich wird bei den Wirbeltieren die Netzhaut von dem Gehirn geliefert, indem aus dem vordersten Hirnbläschen die primären Augenblasen auswachsen. Ihre Außenwand

stülpt sich ein und vor die Öffnung der so entstandenen Grube legt sich das vom Ektoderm abgeschnürte Linsensäckchen. Die verschiedene Lage der Zapfenschicht zur Kernschicht der Retina — bei den Tintenfischen liegen jene dem Glaskörper zugekehrt, bei den Wirbeltieren dagegen abgekehrt — findet hierdurch ihre Erklärung (Fig. 49).

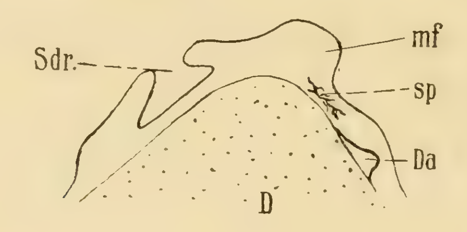
Der ursprünglichste Cephalopode Nautilus besitzt ein höchst primitiv gebautes Auge, eine Augengrube mit veränderlicher Pupille, ohne jeden lichtbrechenden Apparat: Die Entstehung des Bildes beruht hier auf dem Prinzip der Lochkamera (Fig. 68, a.). In der Entwicklung des Auges höherer Tintenfische kehrt dieses Stadium wieder, ohne allerdings funktionsfähig zu werden. Vielmehr schließt sich die einfache Augenblase und es kommt in der Vorderwand zur Bildung der Linse. Eine Stufe zwischen Nautilus- und Tintenfischauge bildet das Auge der Schnecken, bei denen die vordere Augenkammer mit Iris und Cornea fehlt.

Organe des inneren Keimblattes. Der Darm wächst aus zwei getrennten Anlagen, dem ektodermalen Vorderdarm und dem entodermalen Mitteldarm zusammen. Jener stülpt sich von der Mundseite ein und bildet den Schlundkopf und die Speiseröhre mit ihren Anhängen bis zum Kaumagen ausschließlich; dieser legt sich an der Afterseite an und liefert den Kaumagen mit dem Blindsack und dem Enddarm, der sich durch den After nach außen öffnet. Die eigentliche Mitteldarmanlage ist ein Säckchen auf der Afterseite unter dem Ektoderm und dem Mesoderm. Von diesem Säckchen senkt sich nach unten die Anlage des Tintenbeutels ab, während der übrige Teil am Dotter entlang nach oben zum Gipfel des Dottersackes bis auf die Mundseite hinüber wächst und sich mit den ihm von dieser Seite entgegenstrebenden Vorderarm vereinigt (Fig. 69, 70).

Kurz vor der Vereinigungsstelle sacken sich nach oben nach dem animalen Pole zu der Kaumagen und der Blindsack aus. Die Leber entsteht paarig aus den seitlichen Abschnitten des anfänglich gegen den Dottersack offenstehenden Mitteldarmsäckchens, indem die Ränder sich umbiegen und so zwei Schläuche

bilden. Die Anlagen der Leber bleiben bei Sepia getrennt und verschmelzen bei Octopus im weiteren Verlaufe der Entwicklung. Die Pankreasanhänge entstehen aus den Leberschläuchen.

Trotz der weiten, allmählich sich verkleinernden Öffnung der Mitteldarmanlage gegen den Dottersack fehlt jede unmittelbare Verbindung zwischen beiden. Die Resorption des Dotters findet mit Hilfe einiger zu einem Dotterorgan umgewandelter Teile der doppelten Dotterhülle statt, die Aufnahme des Dotters erfolgt nicht in den Darm, sondern in Teile des venösen Kreislaufes.



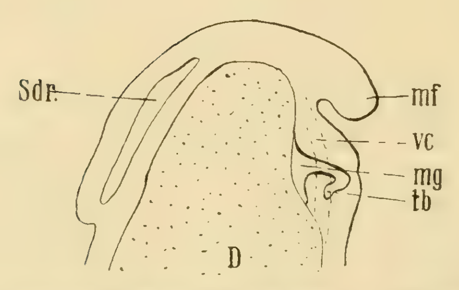


Fig. 69. Längsschnitte durch Embryonen von Sepia nach Naef.
D Dottersack. Da Darmanlage. mf Mantelfalte. Sdr. Schalendrüse. sp Spalten im Mesoderm. vc Venenschenkel. mg Magen. tb Tintenbeutel.

O r g a n e d e s m i t t l e r e n K e i m b l a t t e s. Das B l u t g e f ä ß s y s t e m entsteht selbständig aus Spalten im Mesoderm der hinteren Hälfte des Embryos (Fig. 69, sp.). Diese Spalten, deren Auskleidung Epithelnatur annimmt und später die muskulösen Wan-

dungen des Herzens und der Arterien bildet, liefern alle Teile der Blutbahnen und es entwickeln sich der Reihe nach Hohlvenen, Kiemenvenen, Vorhöfe, Herzkammern und Aorten. Ausgangspunkt ist der am aboralen Ende gelegene sog. hintere Blutsinus,

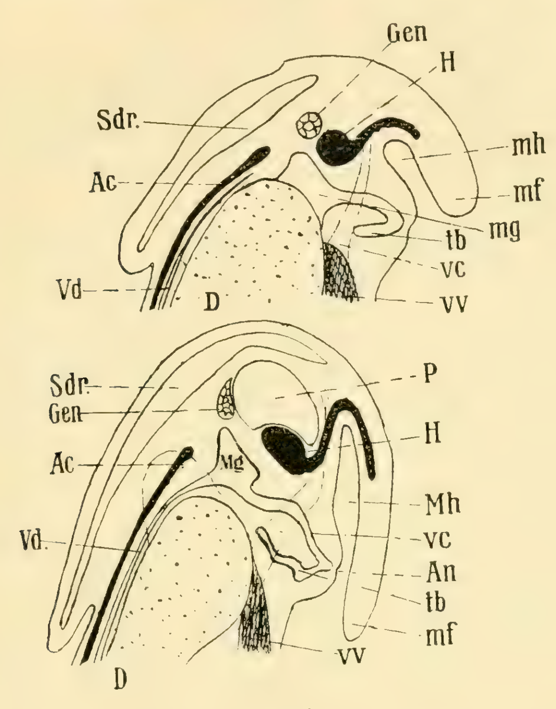


Fig. 70, Sepia-Embryonen ff.

Ac Kopfarterie. An After. H Herz. Gen Genitalanlage. mh Mantelhöhle. Vd Vorderdarmanlage. vv vordere Hohlvene. P Perikard. Übrige Bezeichnungen siehe Fig. 69.

der aus den ersten Spalten hervorgeht. Der Sinus selbst wird in seinem zwischen Schalendrüse und Dottersack gelegenen Teile zurückgebildet, die Reste bilden seitwärts die Mantel- und bauchwärts die Genitalvene. Vor seinem Aufgehen in die genannten Gefäße vermittelt der Sinus dank seiner Lage dicht am Dottersack durch das Dotterorgan die Aufnahme des Dotters.

Nach dem Kopfe zu geht er durch zwei seitliche Verbindungen in den Kopfsinus über, von dem die Hohlvenen ausgehen. Diese dringen nach der Bauchseite vor und liefern an der Kiemenbasis die Kiemenherzen, von denen aus gegen die Mitte die Kiemenvenen oder Vorhöfe des Herzens vorstoßen.

Diese Vorhöfe liefern kopfwärts die beiden später zu einer Anlage verschmelzenden Herzkammern. Von den gleichfalls ursprünglich paarig ausgebildeten Kopfaorten wird die linke zurückgebildet, die betreffende Herzkammer bleibt kleiner als die entsprechende der rechten Seite, von der die Kopfaorta des erwachsenen Tieres ausgeht.

Die Herkunft der Blutkörperchen ist noch unbekannt; es scheint, als ob sie von Zellen im hinteren Blutsinus und in den Sinus am Auge gebildet werden. Später ist der weiße Körper die Stelle, wo der Ersatz für die verbrauchten Zellen stattfindet. Auch bei den Wirbeltieren wechselt der Entstehungsort der roten Blutkörperchen: im embryonalen Leben Milz, Leber, Lymphdrüsen, beim erwachsenen Menschen ausschließlich das Knochenmark.

Auch das Coelomsystem (Sepia) legt sich paarig symmetrisch an. Zuerst erscheint das Perikard in Form von Spalten des Mesoderms oberhalb der Herzanlagen, getrennt von ihm etwas später die Nieren längs der Hohlvenen.

Die beiden Teile des Perikardes nähern sich den Anlagen des Herzens und legen sich ihm von allen Seiten an. Dabei brechen die sich in der Mitte berührenden Wände des Perikards durch, wodurch der einheitliche Perikardialraum hergestellt wird. Dieser umwächst das Herz, das nur in der Mitte durch ein dorsales Mesenterium, ein Aufhängeband, der Rest der medianen Perikardwände, mit dem Enddarm verbunden bleibt. Mit weiterem Wachstum verdrängt das Perikard den hinteren Blutsinus und umwächst noch die Kiemenherzen, in deren Bereich aus dem Perikardepithel die Kiemenherzanhänge entstehen. In der ursprünglich soliden Nierenanlage neben der Hohlvene entstehen Hohlräume, die so entstandenen Nierensäcke wachsen nach der

Mitte zu und verschmelzen beim Zusammentreffen zu einem Sacke.

Ein Zipfel des Perikards und ein gleicher des Nierensackes nähern sich und treten unter Durchbruch in die Mantelhöhle miteinander in Verbindung, wobei der endgültige Zustand, Mündung des Coeloms in den Harnleiter, bei einzelnen Formen auf verschiedene Weise erreicht wird (cf. Naef).

Die Geschlechtsdrüse bildet sich aus der schon in den ersten Stadien erkennbaren Genitalanlage und findet sich an der Wand des Perikards, von seinem Epithel überzogen. Eine Differenzierung der Geschlechter ist an der Keimdrüse erst in postembryonaler Zeit erkennbar, die Geschlechtsbestimmung ist aber möglich an der Feststellung der ausleitenden Wege und ihrer Anhänge (Eileiterdrüse usw.) (Fig. 70, Gen.).

Der Leitungsweg legt sich im weiblichen Geschlecht paarig an als ein Trichter des Perikards. Er stülpt sich zapfenartig in eine Einsenkung des Ektoderms, die Anlage der Eileiterdrüse, vor. Die Verbindung des Eileiters mit der Mantelhöhle erfolgt dann später durch Öffnung des Eileiters.

Die Anlage des männlichen Leitungsapparat erfolgt ähnlich, doch bleibt die Einsenkung des Ektoderms als Manteltasche erhalten; in ihr hängt, wie oben geschildert, der ausleitende Teil. Sie bleibt in Verbindung mit der Mantelhöhle bei den Dekapoden, bei denen ja noch im Flimmerkanal eine Kommunikation mit dem Vas deferens erhalten ist; sie schließt sich ab bei den Oktopoden.

Wachstum. Die eben ausgeschlüpften Jungen von Octopus sind positiv heliotropisch und sammeln sich an der hellsten Stelle des Behälters. Sie leben zunächst im Plankton und gehen später auf den Grund; die kleineren Exemplare von 1—8 cm kommen während der Monate Mai bis Oktober häufiger zu Gesicht.

Bemerkenswert ist die rapide Gewichtszunahme mittelgroßer Stücke. Ein Exemplar von 600 g Gewicht nahm innerhalb 218 Tagen um das Vierfache zu (2400 g), ein anderes in 106 Tagen von 100 g bis 1500 g.

3. Selbstverstümmelung und Ersatz.

Häufig findet man Exemplare von Octopus, die im Kampfe mit Beutetieren oder untereinander einen mehr oder minder großen Teil eines Armes verloren haben. Diese Verstümmelungen werden durch Neubildungen wieder ersetzt, die von der Wundfläche ausgehen, anfänglich noch klein sind, aber später die entsprechende Größe erlangen (Fig. 71). Von einer Art, nämlich Octopus defilippii ist Selbstverstümmelung bekannt: Wird ein solches Tier an einem Arme gepackt, so rettet es sich durch Abstoßen des bedrohten Gliedes, das meist dicht an der Wurzel abgebrochen wird. Zunächst erfolgt die Abschnürung im Muskelstamm, durch Drehen und Strecken reißt der betreffende Arm dann die Haut durch und entfernt sich kriechend. Auch hier setzt sich die Neubildung an der durch einen Hautlappen verschlossenen Wunde schnell ein.



Fig. 71. Ersatz eines verstümmelten Armes von Octopus.

Vom Argonautamännchen ist allerdings noch nicht bekannt, ob der bei der Begattung sich loslösende Hektokotylus wieder ersetzt wird.

10. Kapitel.

Der Stoffwechsel.

Die nähere Einsicht in die Zerkleinerung der Nahrung wird durch die Schwimmhaut der Arme verhindert, es ist daher nicht möglich, über die Tätigkeit der Lippen und Kiefer sowie der Radula genauere Angaben zu machen. Die Beine und Scheren der Krebse werden wohl von den Kiefern abgekniffen, die auch bei der Loslösung des Rückenschildes des Cephalothorax beteiligt sind.

1. Verdauung.

Die Bedeutung der verschiedenen Speicheldrüsen bei der Verdauung ist nicht geklärt, nur von den hinteren ist bekannt, daß sie ein zur Lähmung der Beutetiere dienendes Gift ausscheiden, wenigstens beim Pulp, wahrscheinlich ein Alkaloid. Die vergiftende Wirkung erfolgt augenblicklich, Krebse sind unrettbar verloren, auch wenn man sie aus der Umschlingung der Arme wieder befreit. Das Gift wirkt nach Versuchen auf den Kreislauf, denn die Vergiftungserscheinungen setzen sofort ein, wenn man den Speichel auf die Kiemen bringt. Nach neueren Angaben soll durch ergossenen Speichel eine Verdauung außerhalb des Körpers stattfinden, da die Weichteile aus den nicht verschlungenen Krebsbeinen herausgelöst sein sollen (Fig. 30, h. Sdr.).

Die von der Radula grob zerschrotene Nahrung gelangt nach gehöriger Einspeichelung durch den Schleim der übrigen Speicheldrüsen in den Kaumagen und wird hier zwischen den mit Reib-

platten versehenen Muskelwülsten fein gemahlen und im Blindsack oder Spiralmagen mit Hilfe der Enzyme der Leber verdaut. Das Sekret der Leber mit dem des Pankreas zusammen enthält eiweiß-, fett- und stärkelösende Enzyme und ist durch die zerfallenden Leberzellen braun gefärbt. Die Resorption der Nahrung erfolgt im Spiraldarm und nicht durch die Leber, wie dies bei anderen Mollusken, z. B. Schnecken, bekannt ist. Klappen am Eingang des Blindsackes verhindern den Übertritt fester Bestandteile, wie Fischschuppen, Reste des Krebspanzers usw., die vielmehr unmittelbar in den Enddarm befördert werden.

Eigentümlich sind die periodischen Veränderungen in Größe, Farbe und Konsistenz der Leber, die angeblich mit der Brunstzeit zusammenhängen: Im Sommer ist die Leber klein, weich und breiig, ohne daß eine Einsicht in diese Schwankungen zurzeit möglich ist.

Exkretion. In den Harnsäcken liegen Ballen aus Harnsäure und harnsauren Salzen nebst durchgewanderten Blutkörperchen, während in der Flüssigkeit kein Harnstoff, sondern nur Hypoxanthin und außerdem Eiweiß enthalten ist. Die Entleerung erfolgt in Pausen, indem die Mantelmuskulatur den Harn durch die Nierenpapillen auspreßt. Auch die Kiemenherzanhänge sollen exkretorische Funktionen haben, indem sich in ihren Zellen Ablagerungen bilden, die mit den Zellen zusammen abgestoßen werden.

Atmung. Das Atemwasser wird durch die Mantelöffnung eingesogen und durch den Trichter ausgestoßen. Bei der Einatmung schließt sich der Trichter bei Octopus durch Kontraktion der Ringmuskeln an der Öffnung; bei Sepia verschließt die Trichterkappe ventilartig den Durchgang. Die freie Trichterwand wird gegen den Eingeweidesack gepreßt, durch die so frei werdende Mantelöffnung saugt der sich aufblähende Mantel das Wasser ein. Bei der Ausatmung verengert sich der Mantel und treibt das Wasser durch den Trichter aus, wobei die freie Trichterwand gegen den Mantelrand gepreßt wird und so die Öffnung schließt. Die Atembewegung erfolgt reflektorisch: Ein Druck auf

die Kiemen läßt den Mantel sich öffnen, Dehnung des Mantelrandes dagegen sich zur Ausatmung schließen.

Die gleichmäßige Kontraktion und Erweiterung des Mantels in allen Teilen wird durch die Einschaltung des Stellarganglions in den Mantelnerven bewirkt, von dem aus erst die Verzweigung des Nerven in die einzelnen Äste erfolgt.

Wie schon erwähnt, treibt eine besonders kräftige Ausatmungsbewegung das Tier durch den Rückstoß des ausgeblasenen Wassers rückwärts durchs Wasser, wobei der Trichter den Strahl lenkt und die Bewegung steuert. Doch können auch die kegelförmig zusammengelegten Arme durch Hin- und Herbiegen die Schwimmrichtung beeinflussen.

11. Kapitel.

Physiologie des Gehirns, der Sinne und der Chromatophoren.

1. Physiologie des Gehirnes.

Wir sind durch v. Üxkülls Versuche wenigstens für Octopus über die Bedeutung der einzelnen Hirnganglien für den Ablauf der Lebenserscheinungen unterrichtet. v. Üxküll unterscheidet im Gehirn drei Arten von Ganglien: 1. periphere, die die peripheren Nerven entsenden, nämlich Viszeral-, Pedal- und Brachialganglion, in der Oberschlundmasse das obere Buccalganglion. 2. Zentrale Ganglien, die die peripheren Ganglien verbinden und für das Zustandekommen geordneter Bewegungen wirksam sind, die drei Zentralganglien und vielleicht auch das akzessorische Ganglion, und 3. zerebrale Ganglien, die einerseits als Hemmungszentren wirken, andererseits aber, ähnlich wie die Großhirnrinde der Säugetiere, in letzter Linie bestimmend die niederen Zentren beeinflussen. Reizversuche geben folgendes Bild über die Lokalisation in den einzelnen Gehirnganglien. Im Viszeralganglion liegen die Zentren für die Mantelbewegungen; es gelingt durch punktförmige Reizung, den Mantel in alle möglichen kleinen Falten, längs und quer schlagen zu lassen. Außerdem liegt am Hinterende ein höheres Zentrum für die Ausatmung, also Kontraktion des Mantels, und weiter nach vorn eins für die Einatmung, d. h. Erweiterung des Mantels. Ferner liegen im hinteren, dritten Zentralganglion Atmungszentren, deren Reizung übertriebene Einatmung und Ausatmung bewirkt, so daß der Mantel im ersten Falle Kugelform, im anderen Gurkenform annimmt. Am

Boden des zweiten und dritten Ganglions liegt ein Zentrum, dessen Reizung verstärkte und beschleunigte Atmungsbewegungen bringt, wie sie zum Schwimmen nötig sind, also ein Schwimmzentrum.

Pedal- und Brachialganglion enthalten u. a. Zentren für die Armbewegungen und für den Trichter. Reizungen bestimmter Stellen des Brachialganglions werden mit Bewegungen des ganzen Armes, Reizungen des Pedalganglions mit Bewegungen aller Arme oder der vier der betreffenden Körperhälfte beantwortet. Im übrigen besitzt, wie wir wissen, der Arm am Armnerv eine Reihe Ganglien, in deren Bereich eine große Anzahl Reflexbögen bestehen, so daß die Bewegungen der Saugnäpfe, der Chromatophoren ohne Zutun des Gehirns rein reflektorisch erfolgen. Die Ringkommissur mit ihren Brücken am Stumpf der Arme leitet die Reize von einem Arm zum andern. Die dorsalen Stränge im Armnerven sind rein motorisch.

Im ersten, vorderen Zentralganglion und im oberen Buccalganglion liegen Zentren für die Freßbewegungen; von ihnen wird Zupacken der Arme und Saugnäpfe und Beißen ausgelöst; die entsprechenden Zentren für Loslassen liegen in den hinteren Ganglien. Das untere Buccalganglion am Schlundkopf selbst steht den Kau- und Schluckbewegungen vor.

Die beiden Zerebralganglien antworten nicht auf Reizung, sie sind wahrscheinlich Hemmungszentren. Ob und wie weit sie die übrigen Zentren beherrschen und in welchem Verhältnis sie zu höheren, „psychischen“ Leistungen stehen, ist unbekannt und wohl auch nur sehr schwer festzustellen.

2. Physiologie der Sinne.

Der Geruchssinn. Welche Leistungen erfüllt das Geruchsorgan der Tintenfische? Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir die Aufgaben eines Geruchsorganes näher bestimmen, da eine Verwechslung zwischen Geruch und Geschmack bei Wassertieren nahe liegt. Bei Landtieren dient das Geruchsorgan zur Erkennung von gasförmigen Riechstoffen in der Luft, das Ge-

schmacksorgan der Erkennung und Unterscheidung gelöster Nahrungsbestandteile. Danach müßte den Tintenfischen ein Geruchssinn abzusprechen sein. Doch bleibt auch die Möglichkeit offen, dem einen Organ die Prüfung des Atemwassers, dem anderen die der Nahrung zuzuschreiben. Da das Geruchsorgan der Tintenfische im Wege des Atemwassers liegt und von ihm getroffen wird, so wird es ebenso wie unter anderen Verhältnissen bei den Landtieren das Wasser auf seine Unschädlichkeit und auf Witterungsstoffe von Beutetieren oder Feinden prüfen.

Es ist ja schwer, sich über die Bedeutung von Sinnesorganen bei den dem Menschen so gänzlich unähnlichen Tieren klar zu werden; allzu menschenähnliche Deutungen liegen nahe. So mag denn Haeckels warnendes Wort angeführt sein: „Die Deutung der Sinnesorgane niederer Tiere gehört ohne Zweifel zu den schwierigsten Objekten der vergleichenden Physiologie und ist der größten Unsicherheit unterworfen. Wir sind gewohnt, die von den Wirbeltieren gewonnenen Anschauungen ohne weiteres auch auf die wirbellosen Tiere der verschiedenen Kreise zu übertragen und bei diesen analoge Sinnesempfindungen anzunehmen, wie wir selbst besitzen. Und doch ist es viel wahrscheinlicher, daß hier wesentlich andere Sinnesempfindungen zustandekommen, von deren eigentlicher Qualität wir uns keine bestimmte Vorstellung machen können."

Für den Besitz eines „Geruchssinnes" sprechen folgende Tatsachen: Die Männchen von Sepia und vom Kalmar werden durch ein hinter dem Fischerboot an einer Schnur geschlepptes Weibchen angelockt, beim Begattungsversuch werden sie dann mit dem Ketscher gefangen. Auf den Strand gelegte achtarmige Tintenfische finden den Weg zum Meer stets wieder. Auch soll der Pulp über die Trennungswand zweier Aquarien in das von einem Hummer bewohnte Nachbarbecken gehen u. a. mehr. Der in einigen hundert Meter Tiefe lebende Nautilus der Sundagewässer wird von den Eingeborenen in Reusen mit stark „riechenden" Ködern gefangen, z. B. mit faulenden Vögeln oder Ratten oder Kokosfasern, mit Krebsbrühe getränkt.

Die Gleichgewichtsstörungen. Bedeutende Bewegungsstörungen treten nach Ausschaltung des statischen Sinnes durch Entfernung des Statolithen oder der Statozysten ein. Ein operiertes Tier sucht, aufgestört, durch Schwimmen zu entfliehen, kann aber weder Richtung noch Körperhaltung bewahren. Es fängt an in den verschiedenen Richtungen zu rollen, indem sich der Körper um seine Längsachse im Sinne des Uhrzeigers oder umgekehrt dreht, sich überschlägt oder purzelt, d. h. um die Querachse dreht, und schließlich auch Kreisbewegungen, sog. Manègebewegungen um die Rücken-Bauch-Achse ausführt. Diese drei gestörten Bewegungen kommen durch anormale, nicht korrigierte, da nicht empfundene Lagen des Trichters und des Armbündels zustande. Auch die Haltung in der Ruhe wird beeinflußt. Die Versuchstiere nehmen häufig eine „Turmstellung" mit aufgerichtetem Rumpf, Kopf nach unten, ein; die Arme liegen regelmäßig eingekrümmt in einem Quirl auf dem Boden, der Mantel nimmt durch Verkürzung der Ringfasern Gurkenform an. Die Arme werden meist spiralig eingerollt gehalten, und nicht nur in der Ruhe, sondern auch beim Kriechen, das mühsamer vor sich zu gehen scheint. Ferner zeigen die Tiere eine hochgradige Unruhe, alle Antwortbewegungen auf Reize sind gesteigert, die Energie der einzelnen Muskelleistung ist aber herabgesetzt. Leider überleben die Tiere die Operation nicht lange, da sie keine Nahrung zu sich nehmen. Auch fallen sie leicht ihren gesunden Artgenossen zur Beute.

Gesichtssinn. Chemische Wirkungen des ins Auge gelangenden Lichtes sind die Veränderungen des Sehpurpurs in der Netzhaut: Es zeigt die Netzhaut eines längere Zeit verdunkelten Auges eine dunkelrote oder purpurne Färbung, die im Lichte, je nach der Lichtstärke, in einigen Sekunden bis zu einer Minute in Gelb übergeht und endlich ganz ausbleicht.

Morphologische Veränderungen sind das Schließen und Öffnen der Pupille und ihre Dunkelfärbung durch Ausbreitung ihrer oberflächlichen Chromatophoren, beides Vorgänge, die einmal rein reflektorisch durch das Mehr oder Weniger an ein-

fallendem Licht bewirkt werden, andererseits aber auch vom Gehirn aus durch besondere Nerven geregelt werden können.

Verengerung des Sehloches bedeutet Schutz vor zuviel Licht. Eine weitere Schutzvorrichtung vor greller Beleuchtung liegt in den Netzhautzellen selbst, deren Pigmentkörnchen (s. o.) bei starker Bestrahlung zur Lichtquelle zuwandern und Neurofibrille und Endknöpfchen schützend bedecken (sog. Tagstellung). Dagegen zieht sich das Pigment im Dunkeln in die Sockelregion zurück und läßt die empfindlichen Endapparate frei, sog. Nachtstellung (Fig. 49, 1). Das Auge von Tintenfischen der Tiefsee zeigt in Übereinstimmung hiermit stets die Dunkelstellung.

Eine solche Pigmentwanderung erfolgt unter gleichen Bedingungen ja auch im Auge der Wirbeltiere und der Gliederfüßler.

Die Hornhaut hat dieselbe Brechbarkeit wie das Wasser und kommt daher für die Bilderzeugung nicht in Betracht, ebenso wie in Augen der wasserbewohnenden Wirbeltiere. Die Linse besorgt allein das Entstehen des Bildes. Da sie fest und formbeständig ist, kann die Bildeinstellung nur in einer Veränderung des Linsenabstandes von der Retina geschehen, nicht durch Änderung der Brennweite bei vermehrter oder verminderter Krümmung wie im Säugetier- und Vogelauge.

Akkomodationsmuskel ist der Langersche Muskel (Ziliarmuskel) des Streifenkörpers. Seine Kontraktion bewirkt eine Verkleinerung der Oberfläche des Augapfels und so eine Vergrößerung des im flüssigkeiterfüllten Auge herrschenden Druckes. Hierdurch wird die vordere Wand mit der Linse nach vorne gedrängt und ihr Abstand von der Netzhaut erweitert.

Durch neuere, am lebenden Tiere unternommene Untersuchungen mit dem Augenspiegel ist festgestellt worden, daß das ruhende Cephalopodenauge emmetropisch oder schwach hypermetropisch ist, d. h. daß parallel einfallende Strahlen auf der Netzhaut oder dicht dahinter vereinigt werden. Das Auge ist also für die Ferne eingestellt und akkomodiert positiv, d. h. hat aktive Einstellung für die Nähe. Der Beweis liegt darin, daß Reizung vom Zentralorgan aus Kontraktion des Ziliarmuskels be-

wirkt. Dieses letzte Ergebnis neuerer Untersuchungen ist deshalb einigermaßen überraschend, da für Fische Kurzsichtigkeit des ruhenden Auges und aktive negative Akkomodation für die Ferne festgestellt ist. Es zeigt dieses Ergebnis am Cephalopodenauge, wie wenig auf allgemeine Überlegungen über Zweckmäßigkeit eines Vorganges oder einer Einrichtung zu geben ist. So sollte für Wassertiere die Naheinstellung des ruhenden Auges darum zweckmäßig sein, da das Tier in dem nur auf geringe Entfernung durchsichtigen Wasser, das Flucht- und Angriffsbewegungen verhältnismäßig großen Widerstand leistet, seine nächste



Fig. 72. Oktopode mit Teleskopaugen (Amphitretus) nach Chun.

Umgebung im Auge haben muß, anders als der schnell dahinsausende Raubvogel, für den der Blick in die Ferne und Ferneinstellung des Auges von Bedeutung ist.

Teleskopaugen. Zum Schluß sei noch bemerkt, daß wie bei vielen Tiefseetieren, besonders Krustern und Fischen, so auch bei den Tintenfischen eigentümlich gestaltete, fernrohrähnliche Augen bezw. Teleskopaugen vorkommen (Fig. 72, 73). Diese hochgradig kurzsichtigen Augen sind nicht akkomodationsfähig; sie sollen besonders befähigt sein, Bewegungen wahrzunehmen.

3. Chromatophoren.

Das Farbenspiel der Chromatophoren, auffälliger durch die Raschheit seines Verlaufes als bei dem doch recht stumpfsinnigen und trägen Chamäleon, wird eine eingehende Besprechung rechtfertigen.

Dank der leichten Isolierbarkeit von Hautstücken, der langen Lebensdauer der Chromatophoren, der lebhaften Reaktionen auf

Reize sind die physiologischen Grundlagen des Farbenspieles ziemlich vollständig aufgedeckt worden.

Der Farbenwechsel wird durch die Schwankungen einer dauernden statischen Erregung, eines Tonus der muskulösen Radiärfasern hervorgerufen. Am ruhenden, nicht gereizten Tiere befinden sich die Chromatophoren in beständiger rhythmischer Bewegung, indem sie stellenweise aufblitzen und verschwinden.

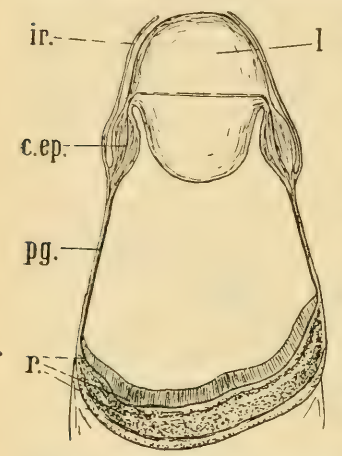


Fig. 73. Längsschnitt durch das Teleskopauge von Amphitretus nach Chun.
c.ep. Epithelkörper. ir. Iris. l Linse. pg. Pigmentauskleidung. r. Retina.

Eine Abhängigkeit des Farbenspieles besteht einmal vom Lichte, entweder unmittelbar, indem die bestrahlten Hauptpartien sich durch Expansion der Chromatophoren verdunkeln, mittelbar, indem der Reiz nach dem Gehirn weitergeleitet wird durch einen Reflexbogen, dessen Kehrpunkt im dritten Zentralganglion liegt.

Aber auch vom Auge aufgenommene Lichtreize lösen Farbenänderungen aus, wobei die Erregung von der Netzhaut zum Augenganglion und zum Ganglion pedunculi laufen und hier umkehren.

Der Saugnapfapparat mit seinen im Rande befindlichen, auf Tastreize empfänglichen Endorganen beeinflußt seinerseits in hohem Grade die Färbung. Die Färbung ist nämlich abhängig von der jeweiligen Haftfläche der Saugnäpfe oder, anders ausgedrückt, von den auf die nervösen Endorgane in den Saugnäpfen wirkenden Berührungsreizen. Sie wird intensiver, je kräftiger und in je größerer Zahl diese gereizt werden: Ein an der Felswand oder an Steinen sitzender Krake sieht scheckig aus, Gruppen expandierter Chromatophoren bilden dunkle Flecken, die mit weißen Partien ruhender Chromatophoren abwechseln. Die Färbung wird lebhafter und wechselnder beim Kriechen auf Fels-

grund, beim Ergreifen der Beute, im Liebesspiele und im Kampfe. Auf die sich durch erneutes Zufassen der Saugnäpfe immer wiederholenden Erregungen antworten die Chromatophoren mit Ausbreiten; sie ziehen sich beim Nachlassen der Erregung zusammen, wenn das Tier auf Sand, der den Saugnäpfen kein festes Anhaften ermöglicht, liegt, oder wenn sie beim Schwimmen kaum gereizt werden. Daher heben sich die Tiere auf dem hellen Sande wegen ihrer Hellfärbung wenig ab und sehen beim Schwimmen silbergrau aus.

Die Beteiligung der Saugnäpfe in der angedeuteten Weise geht daraus hervor, daß bei vollständiger Amputation der Arme der spontane Farbenwechsel und die Scheckenfärbung des Rumpfes verlischt, dagegen bei Erhaltung auch nur eines Armes bestehen bleibt. Durch direkte kräftige Bestrahlung ändert sich dies Verhalten, indem diese nicht nur Verfärbung, sondern auch Ortsbewegungen des Tieres selbst hervorruft, was sich besonders bei vorher verdunkelten Tieren zeigt. Sie geraten in Unruhe, kriechen oder schwimmen gar fort, um erst im Schatten zur Ruhe zu kommen. Da amputierte Arme, ebenso geblendete Tiere solche Fluchtbewegungen zeigen, ist klar, daß der Angriffspunkt des Lichtreizes in den Chromatophoren liegt.

Farbenänderungen können auch durch Reizung der inneren Nervenzentren hervorgerufen werden: So bewirkt Reizung des Ganglion pedunculi und der Zentralganglien Dunkelfärbung. In die Iris tritt aus der Oberschlundmasse ein Nerv, dessen Reizung Dunkelfärbung erzeugt. Durchschneiden der Unterschlundganglien ruft Erblassen bestimmter Körperteile hervor.

Vom Zentralnervensystem geht die Schreckfärbung auf Gesichtseindrücke aus, die in dem Auftreten zweier schwarzer Augenflecke besteht; Furcht ruft Erblassen hervor.

Zum Schluß sei bemerkt, daß, wie auch bei den Fischen, die Unterseite heller gefärbt ist; der Wert dieser Einrichtung soll ja darin bestehen, daß das zerstreut zurückgeworfene Licht den vom Tier geworfenen Schatten auf dem Untergrunde aufhellt.

---

12. Kapitel.

Die Leuchtorgane.

Bei einer großen Anzahl von Tintenfischen kommen Leuchtorgane vor; sie mögen im folgenden näher beschrieben werden, wenn sie auch den bisher betrachteten Formen fehlen. Sie fehlen den achtarmigen Tintenfischen, so weit unsere Kenntnisse reichen; von den Zehnarmigen sind besonders Formen aus der Unterabteilung der Oigopsiden mit diesen Organen ausgestattet.

Es sind namentlich Vertreter der Tiefseefauna, die sich im Besitz dieser wichtigen Organe befinden, und die eingehende Durchforschung der Meerestierwelt hat uns in den beiden letzten Jahrzehnten mit einer Fülle der eigenartigsten Formen bekannt gemacht. Allerdings muß bemerkt werden, daß ein Leuchten dieser Organe nur selten beobachtet werden konnte, da die Tiere, aus großen Meerestiefen heraufgebracht, absterben und nicht mehr leuchten.

Die Leuchtorgane sind nach zwei Typen gebaut, nach dem Laternentyp, der sich bei den Oigopsiden findet, und nach dem Drüsentyp in der Familie der Sepiolidae. Jene finden sich an verschiedenen Teilen des Körpers und bei den einzelnen Formen in so charakteristischer Anordnung, daß sie mit Glück zur systematischen Gliederung mit verwendet werden können. Man kann unter dem Laternentyp unterscheiden zwischen Hautorganen, die sich über die Haut des ganzen Körpers verteilen und sich besonders auf der Unterseite des Mantels, Trichters, Kopfes und auf den Baucharmen finden. Daneben finden sich auf der Bauch-

seite des Augapfels Augenorgane, Tentakelorgane auf den langen Fangarmen und Bauchorgane, die neben dem After, an der Kiemenwurzel und noch weiter nach dem Hinterende zu liegen (Fig. 74). Die Größe wechselt nach den Formen und dem Alter zwischen kaum sichtbaren Gebilden bis zu solchen von Linsengröße. Ebenso läßt der Bau im einzelnen bemerkenswerte Unterschiede erkennen. Der wichtigste Teil der Leuchtorgane vom Laternentyp ist der Leuchtkörper, dessen Zellen sich entweder gegenseitig polyedrisch abplatten, durch Schwund der Zellgrenzen miteinander verschmelzen oder regelmäßig zu einem Leuchtkörper auffasern, wie dies das schöne Leuchtorgan von Calliteuthis zeigt (Fig. 75, Phot.).



Fig. 74.
Lycoteuthis diadema, im eigenen Lichte photographiert, nach Chun.

Eine Anzahl Hilfsapparate gesellt sich hinzu, stets eine Pigmenthülle (pg), die das Leuchtorgan teilweise verschließt und das Licht nur in bestimmter Richtung austreten läßt. Ein Reflektor aus perlmutterglänzendem Gewebe vor dem Pigment — z. T. Zellen mit lichtbrechenden Körnern oder regelmäßig geschichtete Lamellen — fängt die Lichtstrahlen auf, um sie durch die von der Pigmenthülle freien Seite herauszuspiegeln.

Manche Leuchtorgane sind mit einer Art Linse ausgestattet, durch die der Lichtkegel hindurchtreten muß, einige wenige Leuchtorgane, so das in Fig. 75 dargestellte, noch mit einem kopfwärts

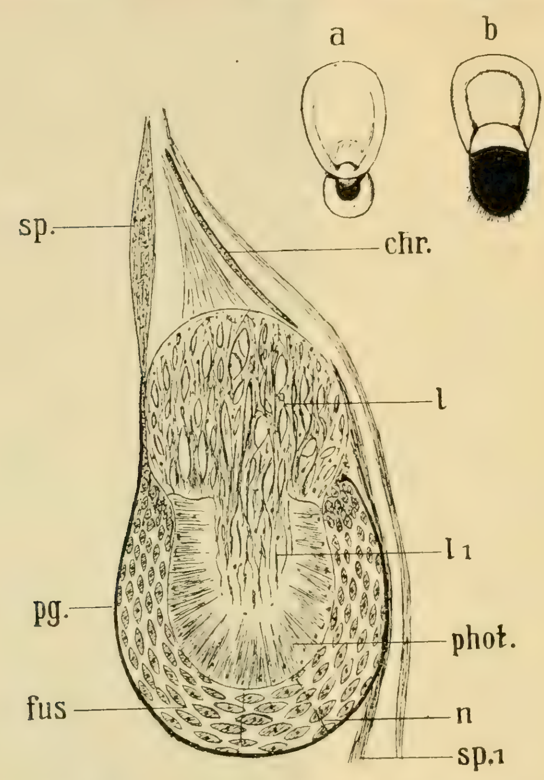


Fig. 75. Leuchtorgan von Calliteuthis.
a von außen, b von innen $^{3}/_{1}$, nach Pfeffer, c im Längsschnitt nach Chun. Außenseite rechts.
chr. Chromatophore. l Linse. l_1 zentraler Teil der Linse. fus Spindelzellen des Reflektors. n Nerven. pg. Pigmenthülle. phot. Leuchtkörper. sp Spiegel. sp_1 Spiegel des nächsten Leuchtorganes.

gelegenen Spiegel außerhalb des Organes; der Spiegel wirft die auf die Körperoberfläche auffallenden Lichtstrahlen nach unten.

Im übrigen sei erwähnt, daß sich bei einem und demselben Tiere Leuchtorgane verschiedener Baupläne vorfinden können:

so sind die 22 Organe des hier abgebildeten Lycoteuthis diadema nach nicht weniger als zehn Prinzipien zusammengesetzt, zwei Augenorgane sogar als Doppelorgane ausgebildet. Aus dem Bau der Organe läßt sich auf eine verschiedene Intensität und auch Qualität des Lichtes schließen: Chun hat auf der Tiefseeexpedition

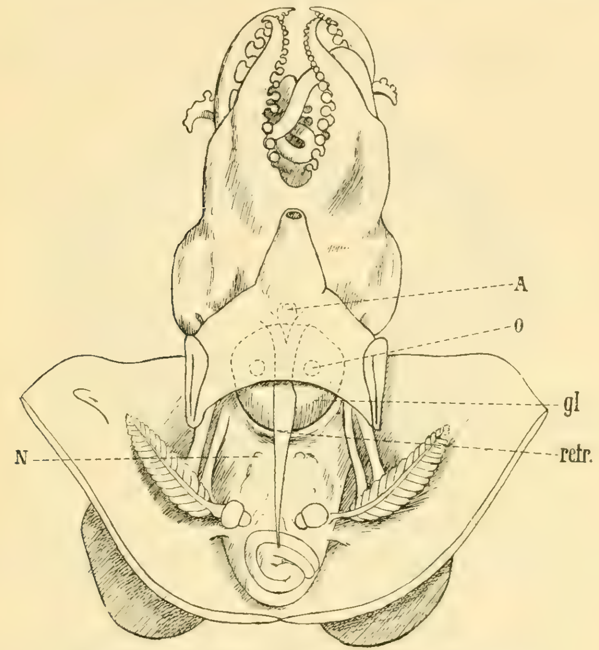


Fig. 76. Heteroteuthis dispar, Leuchtorgan.
A After. gl Leuchtdrüse. O Öffnungen der Drüse. N Nierenpapille. retr. retractor pallii medianus.

am lebenden Lycoteuthis die mittleren Augenorgane ultramarinblau glänzen sehen, das mittlere der fünf Bauchorgane himmelblau, die Afterorgane rubinrot, eine Färbung, die auch am konservierten Tiere noch sichtbar ist. Hier bewirkt die Linse die Färbung, bei anderen Leuchtorganen scheint eine vorgelagerte Chromatophore die Aufgabe der Farbengebung zu übernehmen. wie bei Calliteuthis (Fig. 75, chr.).

Hinsichtlich der Bedeutung dieser Leuchtorgane im Leben der Tintenfische sind wir noch auf Vermutungen angewiesen. Vielleicht dienen sie zur Anlockung der Beutetiere. Ihre regelmäßige und für die verschiedenen Arten charakteristische Stellung gibt dem Tiere eine bestimmte Zeichnung, die wohl das Zusammenfinden der Geschlechter erleichtert. Zu ähnlichen Ansichten ist Brauer in der Beurteilung der Leuchtorgane an den Tiefseefischen gekommen. Gänzlich unbekannt sind wir mit

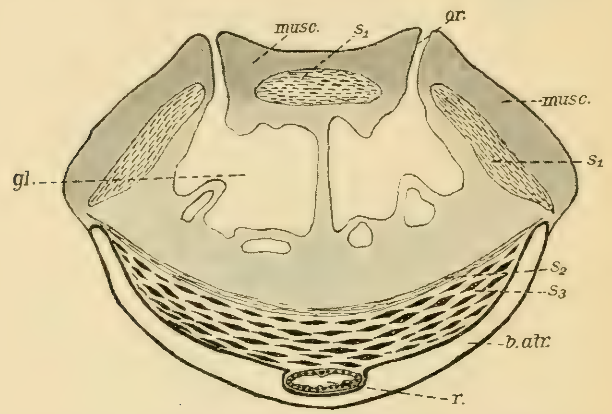


Fig. 77. Leuchtorgan von Heteroteuthis, Querschnitt.
gl. Drüsenschläuche. musc. Muschelschicht. or. Mündung. s_1, s_2 Faserschichten. s_3 Spindelzellenschicht. b.atr. Tintenbeutel. r. Enddarm.

dem Entstehen des Lichtes in den beschriebenen Organen, bei denen sich keine Drüsenzellen zur Absonderung eines leuchtenden Sekretes finden.

Solche Drüsenzellen finden sich bei dem zweiten Typ, dem Drüsentyp, der bei einigen Gattungen der mit jenen Tintenfischen nur sehr entfernt verwandten Familie der Sepiolidae vorkommt, besonders bei der Tiefseeform Heteroteuthis des Mittelmeeres (Fig. 76). Die Leuchtdrüse liegt auf der Bauchseite des Eingeweidesackes, zum Teil durch den Trichter verdeckt, in den ihre beiden Ausführungsgänge münden. Vor den in Gallertgewebe eingebetteten Drüsenschläuchen liegt zu äußerst eine Muskel-

platte, deren Kontraktion das Sekret herausbefördert, dann eine aus strukturlosen Lamellen gebildete Schicht; die Rückseite wird von Faserlagen und einer aus linsenförmigen Zellen gebildeten Flitterschicht eingenommen (Fig. 77). Der Tintenbeutel umgreift das Leuchtorgan: er ist funktionslos, d .h. produziert kein ausstoßbares Pigment, nur die Wandungen seines auf einen schmalen Spalt rückgebildeten Hohlraumes sind schwarz gefärbt und übernehmen die Funktionen der auch die Leuchtorgane vom Laternentyp abschließenden Pigmenthülle (Fig. 77, b. atr., 75 pg.).

Wir sind über die Bedeutung dieses Leuchtorgans besser orientiert, da das Tier infolge von aufsteigenden Strömungen häufiger noch lebenskräftig an die Oberfläche gelangt. Im Dunkeln sieht man das Leuchtorgan durch den Mantel der Bauchseite hindurchschimmern. Das Tier reagiert auf mechanische Reizung durch den Auswurf seines leuchtenden Sekretes, wie andere Tintenfische der Oberfläche durch Tintenauswurf und und schießt durch den Rückstoß des gleichzeitig aus dem Trichter ausgestoßenen Wassers rückwärts davon. Das schleimige Sekret schwimmt in grünlich leuchtenden Kugeln und Fäden durchs Wasser. Die Erscheinung ist so zu verstehen: der durch das Licht herbeigelockte Feind wird durch die Leuchtkugeln des ihm entgegengeblasenen Sekretes getäuscht und schnappt nach diesen, während der Tintenfisch sich dank des Rückstoßes in Sicherheit befindet. So übernimmt das Leuchtsekret die Wirkung der Tinte, deren Wolke in dem Dunkel der Meerestiefen wirkungslos bleiben würde, und in der Tat ist der Tintenbeutel rückgebildet.

---

13. Kapitel.

Lebensweise. Bedeutung für den Menschen.

1. Vorkommen. Sepia und Octopus sind Küstenbewohner, die jüngeren Exemplare halten sich näher am Strande als die älteren, die bis in 100 m Tiefe gehen. Sepia liebt sandigen oder schlammigen Grund und wühlt sich mittels wellenförmiger Bewegungen der Flossen wie die Schollen und Flundern schnell in den Grund ein. Sie ist als Nachttier nachts lebendiger als am Tage und geht in der Dämmerung auf Beute aus; auch Begattung und Eiablage erfolgen nachts.

Die Kalmare (Loligo), wie die Mehrzahl der Zehnarmigen Hochseetiere, treten oft in großen Scharen (sog. Schulen) bis zu 1000 Stück auf; so an der Ostküste Nordamerikas, der sie sich im April—Mai zur Eiablage nähern; Kannibalismus vermindert die Massen. Auch in der Nordsee lebt der Kalmar gesellig in kleineren Herden, die zwischen Helgoland und der Doggerbank in 20 bis 50 m Tiefe in die Scherbrettnetze geraten, in Deutschland aber nicht auf den Markt kommen.

Im Gegensatz hierzu ist der Krake (Octopus) ein mürrischer Einsiedler, der an der Felsenküste in selbstgebauter Höhle haust; mit seinen Armen trägt er sich Steine von entsprechender Größe zusammen und lauert im Versteck auf Beute. Auch er ist nachts lebhafter.

Die Bewegung der Tintenfische ist Schwimmen, Schweben und Kriechen und beim Kalmar, bei Sepia und beim Octopus entsprechend den Verschiedenheiten in Lebensweise und Bau wechselnd. Der Hochseetintenfisch Kalmar schwimmt mit ruhigem, welligem Schlag der Flosse vor- und rückwärts, je nachdem ob die Flossenbewegung am Vorder- oder Hinterende beginnt. Die

bündelig zusammengelegten Arme dienen als Steuer für die Bewegung, die durch den Strom des ausgeatmeten Wassers unterstützt werden kann. Das Aufsteigen geschieht nach Bauer mit dem Hinterende, seltener mit dem Vorderende voran, das Absteigen fast immer mit dem Kopf voran. Vor Feinden flüchtet der Kalmar durch den Rückstoß des aus dem Mantel durch den Trichter ausgetriebenen Wassers mit bauchwärts angelegten Flossen, Hinterende voran. Diese Fluchtbewegung erfolgt bisweilen so kraftvoll, daß die Tiere weit aus dem Wasser hinausschnellen und gelegentlich auf dem Schiffsdeck landen können.

Sepia schwebt mit welligen Bewegungen des langen, schmalen Flossensaumes, steigt durch stärkeres Aufwärtsschlagen hinab, durch Abwärtsschlagen hinauf; die Fluchtbewegung erfolgt wieder durch den Rückstoß des ausgepreßten Atmungswassers.

Octopus schwimmt nur bei der Flucht und beim Angriff auf eine Beute. Hierbei kann neben der durch den Trichter gerichteten Rückstoßbewegung noch eine ähnliche Bewegung durch das Zusammenschlagen und Strecken der Armkrone treten, so daß für die Flucht zwei Kraftquellen zur Verfügung stehen. Die Angriffsbewegung kommt durch das Ausbreiten der Arme in nächster Nähe der Beute zum Stocken; doch handelt es sich ja um Tiere von geringerer Beweglichkeit, Krebse, Grundfische und dergleichen. Sonst kriecht Octopus, saugt sich mit einigen Saugnäpfen eines Armes fest und zieht den Körper nach. Diese Bewegung kann zu einem Watscheln werden, wenn abwechselnd die mittleren Saugnäpfe haften und das Tier sich auf den betreffenden Arm vor Arm stützt; die hierbei nicht tätigen Arme tasten nach Beute.

Die Nahrung der Tintenfische besteht in Krustern aller Art und Fischen, auch kleinere Stücke der eigenen Art werden nicht verschont, wie die im Kaumagen vorgefundenen Schnäbel verraten.

Die Zehnarmigen Loligo und Sepia ergreifen ihre Beute mit den beiden Fangarmen, Loligo im Schwimmen, Sepia, indem sie im Sande eingegraben oder dicht über dem Boden schwebend

blitzschnell die Fangarme aus den Höhlen am Kopfe herausschnellt und den Gegner fesselt. Das erbeutete Tier wird mit den Saugnäpfen der übrigen acht Arme gebändigt und durch Gift schnell getötet. Der achtarmige Krake läßt sich auch in der Gefangenschaft beim Nahrungserwerb beobachten. An felsigen Küsten zwischen Steinen versteckt, lauert er auf Beute, besonders auf Krebse, Makruren und Brachyuren. Kommt so ein Taschenkrebs in Greifnähe, so erhebt sich der Pulp aus seinem Schlupfwinkel und wirft sich mit ausgebreiteten Armen über sein Opfer. Kleinere Exemplare schwimmen auf den Krebs los; dabei sind die Arme nach vorn zu einem spitz auslaufenden Bündel zusammengelegt, um möglichst wenig Widerstand zu bieten; der Rückstoß des aus dem nach hinten umgebogenen Trichter ausgeblasenen Wassers bringt das Tier schnell über den Krebs. Im Nu breitet sich der Schirm der Arme aus, und der Krebs ist ergriffen, eingewickelt und meist durch das ausgespritzte Gift schon gelähmt, ehe es dem Beobachter gelingt, einzugreifen. Die Schwimmkrabben entwischen dabei mitunter unter Selbstverstümmelung durch Abwerfen des ergriffenen Beines, doch erliegen sie einem zweiten Angriff.

Die Feinde der Tintenfische sind Fische, wie Kabeljau u. a., Walfische, besonders Delphine und Pottwal, die noch auf ihrer Haut die faustgroßen Spuren der Saugnäpfe aus dem Kampfe mit großen Tintenfischen tragen; ihr Magen ist die Fundgrube sonst schwer zu fangender Arten, die zum Teil nur auf diese Weise bekannt sind. Auch Sturmvögel und Pinguine stellen den Tintenfischen nach: Chun berichtet von der Insel St. Paul im Indischen Ozean, daß der Boden eines Pinguinplatzes mit den ausgespienen Schnäbeln rings besät war.

Eiablage. Sepia legt die Eier an Tang, Korallenstücken, Wurmröhren usw. ab, der Kalmar befestigt seine bis 12 cm langen Eischnüre ebenfalls an solchen Gegenständen; auch die ausgestellten Fischnetze werden als willkommene Laichstelle benutzt. Da oft mehrere Weibchen an einem Platze nacheinander laichen, finden sich Gelege von mehreren Kilogramm.

Das Weibchen von Octopus legt die Eischnüre in seiner Höhle ab, bedeckt sie mit seinem Leibe und bespült sie durch den Trichter beständig mit frischem Wasser. Im Aquarium wenigstens frißt es während dieser Zeit nichts, magert stark ab und geht ein.

Körpergröße. Genaue Angaben über die Größe ausgewachsener geschlechtsreifer Tiere einer Art lassen sich wie bei vielen Wirbellosen für die Tintenfische zurzeit noch nicht machen, da sie nach dem Eintritt in die Geschlechtsreife noch weiter wachsen. Nur eine Durchschnittsgröße der häufiger gefangenen Arten läßt sich angeben. Ferner gibt es Arten von einigen Zentimetern Länge bis zu Riesenformen, die 10 m und noch länger werden. Sepia und Octopus nehmen so ziemlich die Mitte zwischen kleinen und großen Formen ein. Nach Jatta beträgt die Durchschnittsgröße von Sepia 35 cm, hiervon kommen 20 cm auf die langen Fangarme, von Octopus 50 cm, wovon fast 40 cm auf die Arme. Die großen Exemplare erreichen ein Gewicht von 10—15 kg, Stücke von 25 kg sind recht selten.

Die Nachrichten über Riesentintenfische und die ihnen seit Plinius zugeschriebenen Scheußlichkeiten wurden früher als Seemannslatein betrachtet. Doch sind in den letzten Jahrzehnten wiederholt riesige Tiere beobachtet worden, wie der zehnarmige Architeuthis dux an der Westküste Nordamerikas mit einer Gesamtlänge von 17 m. Es scheint sich hierbei und ebenso bei großen Octopoden um sehr alte Stücke größerer Arten zu handeln, die vor Verfolgungen geschützt in der Meerestiefe sich zu solcher Größe auswuchsen.

Bedeutung für den Menschen. Die Bedeutung der Tintenfische als Nahrungsmittel ist nicht gering; in Italien und anderswo, z. B. in Japan, liefern sie eine allgemein beliebte Speise. Ich kann aus eigener Erfahrung versichern, daß ein in Öl gebratener „calamajo“ ein vorzüglicher Leckerbissen ist, daß auch die kleinen Sepiola durchaus nicht zu verachten sind. Die Octopodenarten werden mehr von der ärmeren Bevölkerung gegessen.

Es dürfte vielleicht von einigem Interesse sein, die Markt-

preise in Neapel anzugeben, nach Jatta. Der Kalmar kostet das Kilogramm 4—5 Lire. Von Octopus kosten kleine Exemplare von 250 g 4 Lire das Kilo, größere und weniger schmackhafte bis 3 Lire; die großen Tiere haben hartes, lederartiges Fleisch und sind bedeutend billiger, 1 kg = 1 Lire. Sepia ist im allgemeinen billiger und kommt in Mengen aus dem Adriatischen Meere, besonders vom Golf von Manfredonia.

Der Tintenbeutel liefert die als Malerfarbe bekannte Sepia. Der Schulp dient als Poliermittel, als Material zum Formenschneiden für Goldschmiede, als Kalklieferant für Vögel usw. Es versteht sich, daß Produkten so eigenartiger Geschöpfe eine ganz besondere Heilkraft zugeschrieben wurde; Galenus empfiehlt sie als Mittel gegen Hornhautblattern; in Japan erhöht das Fleisch die Lebenskraft und stärkt den Willen, in Essig helfen sie gegen Herzschmerzen.

Prosaischer ist die Verwendung als Köder zum Kabeljaufang an den Angeln der Neufundlandfischer.

Der Fang. In Roscoff erscheint Octopus im Juni, um mit den heftigen Regengüssen des Herbstes wieder zu verschwinden. Sein Sitz ist eine der vielen Felshöhlungen zwischen den Gesteinstrümmern der bretonischen Steilküste, in denen er auf seine Beute lauert. Sein Fang geschieht bei Ebbe, die Reste seiner Mahlzeiten, Scheren und Schalen von Krebsen und Muscheln, verraten seinen Schlupfwinkel, der Wirbel des ausgeatmeten Wassers seine Anwesenheit. Ein spitzer Haken befördert ihn heraus.

In Neapel fängt man sie in Netzen, besonders in Reusen, und lockt sie ähnlich wie Krebse nachts mit Fackeln aus ihren Felslöchern. Am Tage lockt man sie mittels eines weißen Lappens an einem Stocke aus ihrem Schlupfwinkel und holt sie mit einer Harpune ins Boot. Kleinere und mittelgroße Exemplare werden in Tonkrügen mit enger Öffnung, die an einem durch die Henkel laufenden Seil auf den Meeresgrund gelegt werden, gefangen. Die Tiere kriechen in die willkommenen Schlupfwinkel hinein und werden in ihnen an Bord gebracht.

Der Fang von Sepia wird wie folgt betrieben: Das brünstige

Weibchen schwimmt in dunklen Nächten an der Oberfläche des Meeres und soll dabei intensiv phosphoreszieren; die am Meeresgrunde lauernden Männchen werden hierdurch aufmerksam gemacht und kommen herangeschwommen. Man befestigt ein Weibchen an einer Schnur von passender Länge und zieht es hinter dem Boote her und fängt die herangelockten Männchen vor der Erreichung ihrer Wünsche mittels eines kleinen Netzes fort. Ein geschickter Fischer soll so in einer Nacht bis 100 Männchen fangen. Ist kein Weibchen aufzutreiben, so nimmt man in der Bretagne ein Stück Holz, ungefähr von der Form und Größe einer Sepia, und besteckt es mit Scherben von Spiegelglas. In mondlosen Nächten schleppt man diesen Köder hinter dem Boote her, das Licht einer Fackel läßt die Spiegelscherben aufblitzen; die Männchen lassen sich täuschen und kommen herbei, um alsbald mit kleinen Ketschern fortgefangen zu werden.

Während der Laichzeit, Dezember—Juli, benutzen die Fischer die Gewohnheit der Sepiaweibchen, ihre Eier an Tang oder an ins Wasser geworfenen Pflanzenteilen, Wurmröhren, Korallenstücken (Gorgonia) abzulegen, indem sie Äste von reichbelaubten Pflanzen, angeblich besonders Pistazienzweige, auslegen und die hieran laichenden Weibchen fortfangen. In der übrigen Zeit des Jahres benutzt man Reusen. In die anderen Netze kommen sie mehr durch Zufall (Fig. 61).

Der Kalmar wird auch mit toten Fischen an Angeln geködert und gefangen.

Großartig ist die Fischerei an der Ostküste Nordamerikas: Nach den Mitteilungen des U. S. Bureau of Fisheries 1904 wurden im Jahre 1902 vor Rhode Island 42550 kg im Werte von 10630 M. gefangen, vor Massachusetts 2432530 kg im Werte von 106430 M.; es handelt sich hier zum Teil um den Kalmar (Loligo Pealii), zum Teil um andere Zehnarmige, wie Ommastrephes, der auch an der chilenischen Küste in Menge gefischt wird. In Nordamerika werden sie in gefrorenem Zustande ins Inland verschickt.

14. Kapitel.

Ausgestorbene Cephalopoden; Nautilus, Spirula.

Die Bedeutung der Cephalopoden in den vergangenen Zeitaltern unserer Erde macht ein Eingehen auf die ausgestorbenen Formen notwendig. Aussicht auf Erhaltung haben nur Hartteile eines Tierkörpers. Daher sind die meisten der heute lebenden Tintenfische hierin ungünstig gestellt. Besser stand es mit den ältesten uns bekannten Tintenfischen, die eine große äußere Schale besaßen, wie sie ähnlich der noch heute in den malaiischen Meeren lebende Nautilus hat (Fig. 78). Diese äußere Schale von Nautilus ist zweiseitig-symmetrisch und stellt einen spiralig aufgewundenen Kegel dar; die äußeren Windungen überdecken die inneren älteren. Zentral durchbrochene Scheidewände mit kleinen aufgesetzten Röhrchen, den Siphonalduten, teilen den Hohlraum in eine Anzahl Kammern; die letzte, größte Kammer dient als Wohnkammer und nimmt den Weichkörper des Tieres auf, das durch einen, die einzelnen Scheidewände durchsetzenden Strang, den Sipho, an der Anfangs- oder Embryonalkammer befestigt ist. Die hinteren Kammern sind lufterfüllt und dienen als Schwimmkammern, indem sie den Auftrieb des Tieres vergrößern und ein Schweben in verschiedenen Meerestiefen ermöglichen. Der Bau des Weichkörpers zeigt zahlreiche Abweichungen von dem der übrigen Tintenfische; am Kopf befinden sich ungefähr 90 einfach gebaute Tentakel, die in Scheiden zurückgezogen werden können; die Tentakel des Rückens sind zu der dicken,

muskulösen, dreieckigen „Kopfkappe" verschmolzen, die den Schaleneingang deckelartig verschließt. Die Trichterhälften sind an der Bauchseite nicht verwachsen, sondern legen sich nur mit ihren Rändern übereinander. Der Bau der beiden kurzgestielten Augen ist sehr einfach und schon oben geschildert worden. Die kräftigen Kiefer haben die typische Papageischnabelform; eine Radula ist vorhanden, es fehlt aber der Tintenbeutel.

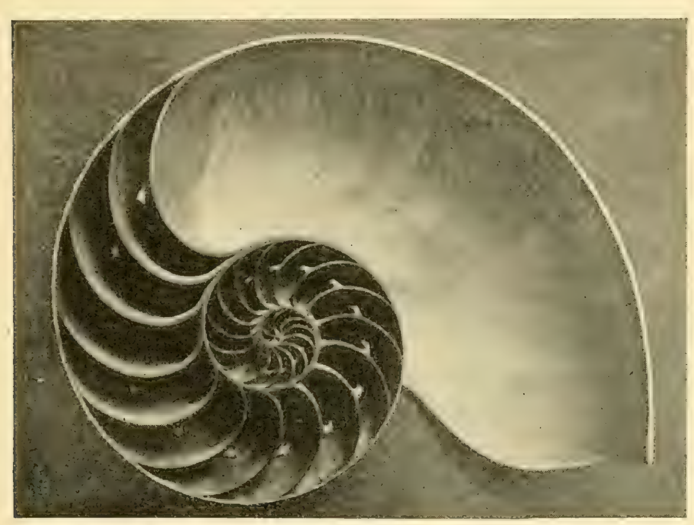


Fig. 78.
Schale von Nautilus, halbiert zeigt die Septen und Siphonalduten.

In der Mantelhöhle liegen vier Kiemen, an deren Fuß sich je eine Nierenöffnung, also im ganzen vier, befindet, an der Basis des zweiten Kiemenpaares die Öffnung des Cöloms.

Die Schale ist rückwärts, exogastrisch eingerollt, die Bauchseite ist frei. Ihr Wachstum erfolgt anscheinend periodisch, indem das Tier in bestimmten Zwischenräumen vorrückt und vom Mantel die neue Kammer durch eine Scheidewand abgegliedert wird. — Heute leben die vier Nautilusarten nur in den Meeresteilen zwischen Malakkastraße und Fiji-Inseln in Tiefen von 100 bis

200 m. Mit Hilfe der Schale steigt er in höhere Schichten, indem er durch Herausstrecken des Körpers sein spezifisches Gewicht verringert, d. h. bei gleichbleibendem absoluten Gewichte sein Volumen vergrößert. Er fällt, indem er sich mit Hilfe der Haftmuskeln in die Schale zurückzieht, sein Volumen verkleinert und so schwerer als das Wasser wird. Die Schalen bilden einen begehrten Handelsartikel und gehen meist nach China, finden aber auch in Europa als Zierrat mannigfache Verwendung.

Das beschränkte Vorkommen des lebenden Nautilus steht in keinem Vergleiche zu dem Formen- und Individuenreichtum ver-



Fig. 79. Nautilus nach Dean $^1/_3$.

gangener Zeiten, in denen die beschalten Tintenfische alle Meere der Erde bevölkerten. Diese Tintenfische mit äußerer Schale gehören den beiden Unterordnungen der Nautiloidea und der völlig ausgestorbenen Ammonoidea an. Man zählt diese auch, ob mit Recht, ist bestritten, zu den Vierkiemern. Reste von Weichteilen sind nicht bekannt, die systematische Gliederung gründet sich auf die Schale. Die Unterscheidungsmerkmale sind: Scheidewände nach vorn konkav oder konvex; Verlauf der Sutur, das heißt des Ansatzes der Scheidewand an die Schale selbst. Sie ist einfach oder schwach wellig bei den Nautiloiden, stark gefaltet und dendritisch zerschlitzt bei den Ammonoideen u. a. m. In beiden Abteilungen kommen neben den in geschlossener Spirale in einer

Ebene aufgerollten Schalen auch gerade, gestreckte, locker gebogene und schneckenförmig aufgerollte Formen vor. Für die Ammoniten ist der Aptychus typisch, das sind kalkige oder hornige Klappen, die meist für sich allein, oft aber noch im Innern der Schale gefunden werden. Man faßt sie als Absonderungen der Kopfkappe auf, die wahrscheinlich wie die Deckel mancher Schneckenschalen das Gehäuse verschließen konnten.

Im übrigen muß auf die paläonotologische Literatur verwiesen werden, die den für die Formationskunde als Leitfossilien sehr wichtigen Schalen eine eingehende Betrachtung widmet. Über ihre zeitliche Verbreitung orientiert die Tabelle.

Bemerkt sei das eigentümliche, noch nicht erklärte plötzliche Aussterben der Ammoniten am Ende des Mesozoikums, mit dessen Beginn in der Trias die Formenmannigfaltigkeit sprungweise zunahm.

Ein Anschluß der lebenden Zweikiemer an die Vierkiemer ist noch nicht möglich, es handelt sich höchstwahrscheinlich um zwei von der Wurzel an getrennte Zweige.

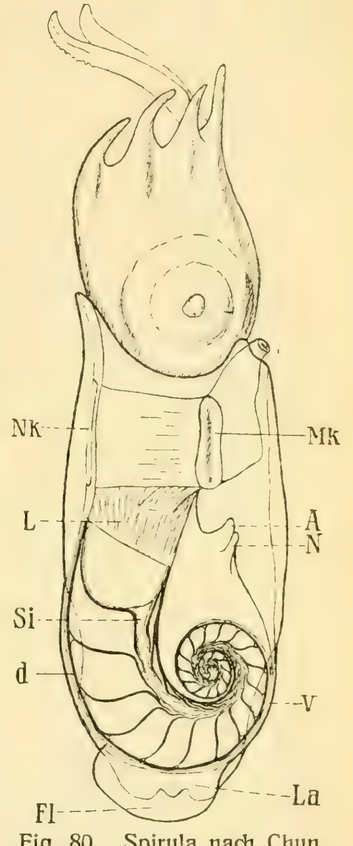


Fig. 80. Spirula nach Chun.
A. After. Fl Flosse. L Leberkapsel. La Leuchtorgan. d, v dorsaler, ventialer Teil der Schale. Mk vorderer Mantelknorpel. Nk Nackenknorpel. N Nierenöffnung. Si Sipho.

Was die Versteinerungen der Tintenfische mit innerer Schale anbetrifft, so steht ihre Zugehörigkeit zu zweikiemigen Formen fest, die zu heute noch lebenden überleiten. Doch mag, bevor wir zu der Schilderung dieser Reste übergehen, auch hier erst

		Nautiloidea	Ammonitoidea	Dekapoda	Octopoda
Kaenozoikum	Gegenwart				
	Tertiär				
Mesozoikum	Kreide				
	Jura				
	Trias				
Palaeozoikum	Perm				
	Karbon				
	Devon				
	Silur				
	Kambrium				

Zeitliche Verbreitung der Tintenfische. Nach Zittel.

eines lebenden Vertreters gedacht werden, der im Besitze einer gekammerten, inneren Schale ist, nämlich der Spirula (Fig. 80). Die zu einer lockeren Spirale aufgewundenen kleinen Schalen werden von Meeresströmungen weit verfrachtet, das Tier selbst ist aber nur in wenigen Fällen erbeutet worden, da es in den Tiefen der tropischen Meere lebt und als guter Schwimmer unseren Netzen entgeht. Hier interessiert besonders die Schale dieses zu den Zehnarmigen gehörenden Cephalopoden. Sie liegt vollständig im Mantel eingeschlossen, durch dessen Muskulatur sie an einer Stelle der Bauch- und Rückenseite hindurchschimmert. Sie ist reduziert, die letzte Kammer viel zu klein, um als Wohnkammer das ganze Tier aufzunehmen. Sie birgt nur einen Teil der zweilappigen Leber. Von der Schale des Nautilus (und der Ammoniten) unterscheidet sie sich dadurch, daß sie bauchwärts, endogastrisch, eingerollt ist. Am Hinterende des Tieres sitzen zwei kleine Flossen, zwischen ihnen ein eigentümliches Organ, vielleicht ein Leuchtorgan.

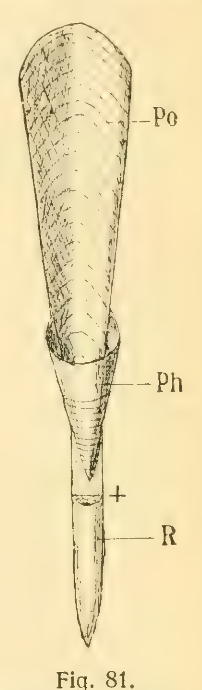


Fig. 81.
Belemnitenschale, rekonstruiert nach Zittel.
Ph Phragmoconus.
Po Proostracum
R Rostrum
(bei + Querschnitt).

Überreste einer anderen Gruppe ausgestorbener Dekapoden sind die „Donnerkeile" der Belemnoidea in den mesozoischen Schichten. Etwas vollständigere Funde besserer Erhaltung zeigen, daß diese Donnerkeile Teile einer inneren Schale sind, die dem Schulp der lebenden Zehnarmigen entspricht und durch Übergänge verbunden ist. Der Donnerkeil entspricht dem Rostrum oder Dorn des Sepiaschulpes.

Die Schale der Belemnoidea bestand aus einem durch zarte Scheidewände gekammerten Kegel = Phragmaconus; kopfwärts setzt er sich in ein dünnes Blatt = Proostrakum fort; hinten sitzt er in der geschichteten soliden Scheide, dem Rostrum (Fig. 81). An

einzelnen besser erhaltenen Resten sind die Körperumrisse, der Tintenbeutel und die mit Chitinhaken besetzten (6? bis) 10 Arme zu erkennen; die Gestalt dieser Tintenfische weicht von der der lebenden Zehnarmigen nur wenig ab.

Auch Schulpe von Sepia und ihr nahestehender Formen sind gefunden worden, zum Teil ebenfalls mit Tintenbeutel und Körperumrissen.

15. Kapitel.

Systematik und Stammesgeschichte.

Systematik.

Die Tintenfische (Typus Mollusken) sind zweiseitig-symmetrische Tiere. Der Körper ist ungegliedert und von einer Hautfalte, dem Mantel, umgeben. Der Mantel scheidet entweder eine äußere Schale (Nautilus) oder eine innere Schale ab, die bei den lebenden Formen stark reduziert ist. Den Mund umstehen Fangarme. In der Mantelhöhle liegen zwei oder vier Kiemen. Die Bewaffnung des Maules besteht aus vogelschnabelähnlichen Kiefern und einer Radula. Die Geschlechter sind getrennt. Sinnesorgane meist hochentwickelt.

I. In der Mantelhöhle liegen vier Kiemen: Tetrabranchia.

II. In der Mantelhöhle zwei Kiemen: Dibranchia.

I. Tetrabranchia.

I. Äußere, rückwärts eingerollte, gekammerte Schale. Das Tier wohnt in der letzten Kammer. Die übrigen sind mit Luft gefüllt und dienen als Schwimmapparat; Tentakel zahlreich, zurückziehbar, ohne Saugnäpfe. Tintenbeutel fehlt; Grubenaugen vorhanden. Der Trichter besteht aus zwei getrennten Lappen. — Entsprechend den vier Kiemen vier Vorhöfe am Herzen und vier Nieren.

Einzige lebende Gattung: Nautilus. Grundbewohner der Flachsee und Tiefsee, besonders ostindischer-australischer Archipel.

Hierher die ausgestorbenen Nautiloidea und vielleicht die Ammonitoidea.

II. **Dibranchia.**

Schale im Mantel oder äußerlich, dann reduziert und bauchwärts eingerollt. Trichterlappen verwachsen zu einem einheitlichen Rohr. Meist mit Tintenbeutel. Augen mit Linse. Arme mit Saugnäpfen.

1. Arme 10: Dekapoda.
2. Arme 8: Octopoda.

1. **Dekapoda.**

Das vierte Armpaar zurückziehbar, nur an den Keulen mit Saugnäpfen besetzt. Saugnäpfe gestielt, mit Hornring. 2 Flossen.

a) Augen von der Körperhaut (Cornea) bis auf eine kleine Öffnung überdeckt: Myopsida.

b) Cornea vor der Linse von einer weiten Öffnung durchbrochen: Oigopsida.

a) Hierher die Spirula mit lose aufgerollter Schale. Außerdem Sepia, Loligo, Sepiola, Heteroteuthis und Rossia in den nordischen Meeren.

b) Hierher die Riesenformen Architeuthis der Neufundlandinseln, Ommastrephes, Calliteuthis, Lycoteuthis.

Viele Arten mit Leuchtorganen.

2. **Octopoda.**

Schale stark zurückgebildet.

a) Mit Flossen, ohne Radula und Tintenbeutel, Arme durch ein Segel verbunden. Zwischen den Saugnäpfen je zwei Cirren: Cirroteuthiden.

b) Polypodiae (Octopodidae). Octopus (Polypus) mit zwei Saugnapfreihen.

c) Argonautidae (Argonauta). Das Männchen winzig klein, das Weibchen scheidet mit Hilfe der stark verbreiterten Hautsäume der Rückenarme eine Schale aus (Brutraum für die Eier).

Stammesgeschichte.

Die Abstammung der Tintenfische ist unbekannt. Sie besitzen die allgemeinen Molluskenmerkmale, lassen sich aber schwer

mit anderen Klassen in nähere Beziehung setzen; so ist der Versuch gemacht worden, sie auf die Pteropoden (Flügelschnecken) oder auf Dentalium-ähnliche Formen zurückzuführen. Dem Fuß der übrigen Mollusken entspricht der Trichter, der bei Nautilus noch aus zwei seitlichen Lappen besteht, bei den übrigen Tintenfischen sich wenigstens paarig anlegt. Auch die Arme werden als Teile des Fußes gedeutet, nach anderen aber wohl mit mehr Recht als Kopfanhänge eigener Art. Eigentümlich ist den Tintenfischen wie z. B. den Schnecken u. a. die Verlagerung des Afters weiter nach vorn in die Körpermitte. Hierdurch nimmt der Darmkanal schleifenartigen Verlauf, an dem u. a. auch das Blutgefäßsystem teilnimmt.

Die Vierkiemer, zu denen Nautilus und wohl auch die Ammoniten gehören, zeigen keine nähere Verwandtschaft mit den Zweikiemern, unter denen wieder die Acht- und Zehnarmigen selbständige, gleichwertige Zweige darstellen. Mit diesen wenigen Angaben wollen wir uns begnügen und uns nicht in das Gebiet unfruchtbarer Spekulation verlieren.

Literaturverzeichnis.

Das spezielle Literaturverzeichnis erhebt nicht den Anspruch auf Vollständigkeit; angeführt sind nur die größeren Schriften, auf die in den Figuren oder im Text verwiesen ist.

Umfassendere Werke mit vollständiger Literaturangabe, auch der älteren sind:

Chun, C. (1910, 1912). Die Cephalopoden, aus Wissensch. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Erschienen: I. Teil Oigopsida. Jena 1910. II. Teil Octopoda u. Pr.

Hoyle, W. E. A Catalogue of recent Cephalopoda. Proc. Royal Phys. Soc., Edinburgh, Vol. XVII, 6, 1909.

Jatta, G. I Cefalopodi, in Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 23. Monographie. Berlin 1896. Band II., bearbeitet von Ad. Naef in Vorbereitung.

Pfeffer, G. Cephalopoda, in Nordisches Plankton. 9. Lieferung IV. Kiel 1908.

— (1912). Die Oigopsiden. In Veröffentlichungen der deutschen Planktonexpedition. Leipzig und Kiel.

Bauer, V. Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitteilungen der Zool. Station zu Neapel. Bd. 19, 1909.

v. Fürth. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

Jordan, H. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Jena 1913. (Im Erscheinen.)

Lang, A. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 1. Lieferung: Mollusca, bearbeitet von K. Hescheler. Jena 1900.

Keferstein. Kopffüßler, in Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. III. Band, 2. Abt. Leipzig und Heidelberg 1862/66.

Kleinere Monographien sind:

Isgrove, A. „Eledone (The Octopod Cuttle fish): Proceedings and Transactions of the Liverpool biological society. Vol. XXIII, 1908/09 (L. M. B. C. Memoir, Nr. XVIII).

Joubin, L. Cephalopode, in Zoologie descriptive, tome 2. Paris 1900.

Williams. The anatomy of the Common Squid (Loligo Pealii. Lesueur). Leiden 1909.

Meyer, Werner Th. Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa (Ijima und Ikeda). Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 85, 1906.

Für die physiologische Methodik ist zu nennen:

Bauer, V., s. o.

v. Uexküll, J. (1905). Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1905.

Winke für Präparation enthält:

Kükenthal, W. Leitfaden für das zoologische Praktikum.

Jammes, N. Zoologie pratique. Paris 1904.

Appellöf, A. (1894). Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. In K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bd. 25.

Baglioni, S. (1905). Physiologische Differenzierung des Zentralnervensystems. In Zeitschrift f. allgem. Physiol., Bd. 5.

Ballowitz (1892). Die Muskelfaser der Cephalopoden. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 39.

Beer, Th. (1897). Die Akkomodation des Cephalopodenauges. In Arch. f. d. ges. Phys. (Pflüger), 67. Bd., 541—586.

Bergmann, W. (1903). Receptaculum seminis bei Octopus defilippii und einige biolog. Beobachtungen. In Gesellschaft naturforschender Freunde. Berlin 1903.

— (1903). Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. In Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 73.

— Über den Bau des Ovariums bei Cephalopoden und einige Nachträge zur Eibildung derselben. Archiv f. Naturgeschichte, Bd. 69, I, 1903.

Lo Bianco, S. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. In Mitteil. zool. Stat. Neapel Bd. 13. 1899.

Brauer, A. Die Tiefseefische, anatomischer Teil. Wissensch. Ergebn. d. deutschen Tiefsee-Exepdition 1898—1899. Bd. XV. Jena 1908.

Brock, J. Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphologisches Jahrbuch VI, 1880.

v. Brücke. Vergleichende Bemerkungen über Farben und Farbenwechsel bei den Cephalopoden und bei den Chamaeleonen. Sitzungsbericht d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien, mathem. naturw. Kl. VIII, 1852.

Burian, A. Ermüdung und Erholung der Nerven. Nach Untersuchungen an Cephalopoden. Zentralblatt f. Physiol. 1907, XXI, p. 493—494.

Bütschli, O. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig, Engelmann, 1910.

Chéron, J. Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Cephalopodes. In Annales des sciences nat., Zoologie, 5 ème série, Tome V. 1866.

Chun, C. Über die Chromatophoren der Cephalopoden. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft 1902.

— Über Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft zu Würzburg 1903.

Cuénot, L. (1891). Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. Invertébrés. In Arch. de Zool. expér. 2ème série, Bd. 9, 1891.

Dean, B. (1901). Notes on living Nautilus. The American Naturalist, 1911. Bd. XXXV., Nr. 418.

Delage, Y. (1807). Fonction nouvelle des Otocystes. In Arch. Zool. expér. IIème Série, Bd. 5.

Dietl, M. S. (1878). Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. In Sitzungsber. Kais. Akad. der Wissenschaften (Wien), Bd. 77, I. Abt.

Döring, W. (1908). Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. In Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 91.

Faussek, V. (1901). Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. 14.

— (1903). Über den sogenannten weißen Körper. In Mémoires de l'académie des sciences de St. Pétersboug. 7ème série, Tome, 41, 1893.

Frédéricq, L. (1878). Recherches sur la physiologie du poulpe commun (Octopus vulgaris). In Arch. de zool. expérim. T. VII, 1878.

Frenzel, J. (1886). Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. In Nova Acta d. Kaisl. Leop.-Carl. Akadem., 48. Bd. 1886.

Fröhlich, A. (1904). Studien über Statozysten I. In Arch. ges. Physiol., Bd. 102.

Girod, P. (1883). Recherches sur la peau des céphalopodes. In Arch. d. zoologie expér. et générale IIème série, Tome I.

Gravely (1908—09). Notes of the spawning of Eledone. In Manchester Memoirs. Vol. 53.

Grenacher, H. (1886). Abhandlungen zur vergl. Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. In Abhandlungen der naturf. Gesellschaft zu Halle, XVI, 1886.

Grimpe, G. (1913). Das Blutgefäßsystem der dibranchiaten Cephalopoden I. In Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 104.

Grobben, C. (1884). Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie über die Leibeshöhle der Cephalopoden. In Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 5, 1884.

— (1888). Zur Kenntnis der Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. Arbeiten aus d. zoolog. Inst. Wien, Bd. VII, 1888.

Guérin, J. (1908). Contribution à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'apparail tentaculaire des Céphalopodes. In Archives de Zoologie expérimentale et générale. 4me Serie, tome 8ème, 1908.

Hamlyn-Harris, R. (1903). Die Statozysten der Cephalopoden. In Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog. XVIII, 1903.

Heine, L. Über d. Akkomodation der Cephalopoden mit Bemerkungen über die Akkomadotion der Schlangen usw. In Zentralblatt Phys., Bd. 21, p. 501. Münchner med. Wochenschr., Jahrg. 54, p. 2204.

Hensen, V. (1865). Über das Auge einiger Cephalopoden. In Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 15.

Henze, M. Chemisch-physiolog. Studien an den Speicheldrüsen der Cephalopoden: Das Gift und die stickstoffhaltigen Substanzen des Sekrets. In Zentralblatt für Physiologie. Bd. XIX, 1905.

Heinrich, H. (1904). Über den Schlundkopf einiger dibranchiater Cephalopoden. In Zeitschrift f. Naturwiss. Halle 1904. Bd. 77. (V. Folge, 15. Bd.).

Heß, C. (1905). Beiträge zur Physiologie u. Anatomie des Cephalopodenauges. In Pflügers Archiv f. Phys., Bd. 109, 1905.

— (1909). Die Akkommodation des Cephalopoden. In Archiv f. Augenheilkunde, Bd. 64. Ergänzungsheft 1909.

Hesse, R. (1900). Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren VI. In Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 68.

Hoffmann, F. B. (1907). a) Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? b) Über einen peripheren Tonus der Cephalopoden Chromatophoren und über ihre Beeinflussung durch Gifte. Arch. f. d. ges. Phys. (Pflüger), 118, 1907.

Joubin, L. (1885). Structure et développement de la branchie de quelques Cephalopodes. In Arch. zool. expér. (2), Bd. 3.

Kölliker (1843). Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1843.

Kopsch, F. (1895). Das Augenganglion der Cephalopoden. In Anat. Anz., Bd. 11.

Korschelt, E. und Heider, K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena, S. Fischer.
Kowalevsky, A. (1889). Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. In Biolog. Zentralblatt, Bd. 9, 1889.
Krusius, F. (1909). Über einen Pupillenerweiterungsreflex bei Cephalopoden. In Archiv f. Augenheilkunde, Bd. 64, Ergänzungsheft.
Langer, C. (1850). Über einen Binnenmuskel des Cephalopodenauges. In Sitzungsber Akad. Wiss. Wien, 2. Abt.
v. Lenhossék, M. (1894). Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. In Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 58.
— (1896). Histolog. Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. In Arch. für mikr. Anat. und Entwickl., Bd. 47, 1896.
Livon, C. (1881). Recherches sur la structure des organes digestifs des Poulpes. In Journal Anat. Phys. Paris, Bd. 17.
Lo Bianco, S. (1888 ff.). Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. In Mitteil. zool. Staat. Neapel. 8. Bd. 1888. 13. Bd. 1899. 19. Bd. 1909.
Magnus, R. (1902). Die Pupillenreaktion der Oktopoden. In Pflügers Archiv, Bd. 92, 1902.
Marceau, F. (1905). Recherches sur la structure des muscles du manteau des cephalopodes. In Trav. Stat. Z. Arcachon. Bd. 8.
— (1905). Recherches sur la structure du cœur chez les Mollusque. In Archives d'Anat. Microscopique, Tome VII.
Milne-Edwards, H. (1849). Observations et expériences sur la circulation chez les Mollusques. In Mém. Acad. Sc. Paris, Bd. 20.
Meyer, W. Th. (1906, 1908). Das Leuchtorgan der Sepiolini I u. II. In Zool. Anzeiger, Bd. 30 u. 32.
Marchand, W. (1907). Studien über Cephalopoden. I. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. In Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 86.
— (1912). Studien über Cephalopoden. II. Über die Spermatophoren. In Zoologica, Heft 67 (Bd. 26).
Naef, A. (1909). Die Organogenese des Coelomsystems und der zentralen Blutgefäße von Loligo. In Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. 45 (neue Folge Bd. 38).
— (1910). Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Cephalopoden. Zool. Anzeiger, Bd. 36, 1910.
— (1911, 1912). Teuthologische Notizen 1—11, im Zool. Anz., Bd. 38 bis 39.
— (1913). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 2. Das Coelomsystem in seinen topographischen Beziehungen. In Ergebn. u. Fortschr. Zool., Bd. 3. Jena.

Naef, A. Cephalopoda. S. auch Pompeckj.
Nagel, W. (1894). Vergleichende physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. In Bibliotheca zoologica, Heft 18. Stuttgart 1894.
Niemiec, J. (1885). Recherches morphologiques sur les ventouses dans le règne animal. In Recueil zool. Suisse, Bd. 2.
Phisalix, C. (1892). Recherches physiologiques sur les chromatophores des Céphalopodes. In Arch. de phys. norm et path., 24. année.
— (1894). Structure et développement des Chromatophores chez les Céphalopodes. ib. 26. année.
Pompeckj, J. E. Cephalopoda. Beides in Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena 1912. II. Bd.
Pütter, A. (1905). Leuchtende Organismen (Literatur). Zeitschr. allgem. Physiol., Bd. 5.
Rabl, M. (1900). Über Bau und Entwicklung der Chromatophoren der Cephalopoden nebst allgemeinen Bemerkungen über die Haut dieser Tiere. Sitzungsber. d. Mathem.-naturw. Klasse der Kais. Akad. Wissensch. 109. Bd. Wien.
Rádl, E. (1912). Neue Lehre vom zentralen Nervensystem. Leipzig 1912, Engelmann.
Racovitza, E. G. (1894). Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes; Sepiola rondeletii, Rossia macrosoma, Octopus vulgaris. In C. A. Acad. Sciences, Bd. 118.
— (1894). Notes de Biologie: Accouplement et fécondation chez l'Octopus vulgaris; Mœurs et reproduction de la Rossia macrosoma. In Arch. de zool. expér. gén. Serie III, tome 2.
Riggenbach (1901). Beobachtungen von Selbstverstümmelung. In Zool. Anz., Bd. 24.
Rößler, B. (1885). Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool.., Bd. 41.
Rottmann, G. (1901. Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken I. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 70.
van Rynberk, G. (1906). Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromat. Hautfunktion). In Ergebnisse der Physiologie V., I—II.
Saint-Hilaire, C. (1910). Über den feineren Bau des Follikelepithels bei den Cephalopoden. In Ztschr. wiss. Zool., Bd. 95. 1910.
Schaefer, P. (1904). Über die Atmungsorgane der tetra- und dibranchiaten Cephalopoden. Inaugural-Dissertation, Leipzig 1904.
Schweikart, A. (1905). Beiträge zur Morphologie und Genese der Eihüllen der Cephalopoden und Chitonen. In Zoolog. Jahrbücher. Supplementband VI.

Steenstrup, I. (1856). Die Hektokotylenbildung bei Argonauta und Tremoctopus, erklärt durch Beobachtung ähnlicher Bildungen bei den Cephalopoden im allgemeinen. In Arch. f. Naturg., Bd. 22.

Steinach, E. Studien über die Hautfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden; über die lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden. In Archiv f. d. ges. Phys. (Pflüger), 87. Bd.

Stromer von Reichenbach, E. (1909). Lehrbuch der Paläozoologie I. Teubner, 1909.

Teichmann, E. (1903). Die frühe Entwicklung der Cephalopoden. Verh. d. Deutschen zool. Ges. zu Würzburg.

Thesing, C. (1904). Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden. In Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 76.

Uexküll, J. v., (1891, 1894, 1895). Physiologische Untersuchungen an Eledone. Zeitschr. Biol., Bd. 28, 30, 31.

— (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin, Julius Springer, 1909.

Vialleton, L. (1888). Développement de la Seiche. Annales des Sciences Naturelles, 7ème Serie, Tome V, 1888.

Vigelius, M. S. (1882). Über das Exkretionssystem der Cephalopoden. Niederländisches Archiv f. Zoologie, Bd. V, 1882.

Watkinson, G. B. (1909). Untersuchungen über die sog. Geruchsorgane der Cephalopoden. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. 44, 1909.

Willey, A. (1897). Contribution of the Natural History of the pearly Nautilus. In A. Willey, Zoological Results, Part. 6, Cambridge.

Wülker, G. Über Japanische Cephalopoden, Beiträge zur Kenntnis der Systematik und Anatomie der Dibranchiaten. In Abhandl. d. II. Klasse d. K. Bayer. Akad. der Wissensch. III. Suppl., Bd. 1. Doflein, Beiträge. München 1910. Zur Naturg. Ostasiens.

Ziegler, H. E. (1898). Über den derzeitigen Stand der Coelomfrage. Verh. deutsch. zoolog. Ges. VIII.

Zittel, K. (1885). Handbuch der Paläozoologie. München, Leipzig, Oldenbourg.

Erklärung der Fachausdrücke.

Z. T. unter Benutzung von Ziegler (1911) Zoologisches Wörterbuch, Jena, G. Fischer.

Akkommodation des Auges	Einstellung des Auges auf Gegenstände von verschiedene Entfernung.
Akzessorisch	hinzutretend.
Argentea	Silberhaut.
Blastokonen	Furchungskegel, kegelförmige Zellen am Rande der Keimscheibe.
brachialis (Brachial)	zum Arm gehörig.
Bucca	Schlundkopf.
Buccaltrichter	von der Buccalhaut gebildeter Trichter vor dem Schlundkopf.
Centrosomen	Polkörperchen am Kern.
cerebral	auf das Gehirn bezüglich.
Cephalo-poden	Kopf-füßler.
Cephalothorax	Kopfbrust.
Chorion	vom Eierstockepithel (Follikelepithel) ausgeschiedene Hülle um das Ei.
Chromatophoren	Farbenträger.
Coelom	echte, sekundäre Leibeshöhle.
Cornea	Hornhaut, durchsichtige Haut am Auge.
crista	Leiste.
Ctenidien	Kammerkiemen.
Cutis	Lederhaut.
Cuticula	Hüllschicht.
Dekapoden	zehnarmige Tintenfische.
Dibranchia	zweikiemige Tintenfische.
Dicyemiden	nur aus zwei Zellschichten aufgebaute, in der Niere von Tintenfischen schmarotzende Tiere, von manchen Zoologen zwischen Proto- und Metazoen gestellt, von anderen wegen ihres Parasitismus und ihrer Ähnlichkeit mit Distomeenlarven für rückgebildete Saugwürmer gehalten.

distal	vom Mittelpunkt des Körpers entfernt.
dorsal	rückseitig.
Ectoderm	Hautblatt.
Emmetropisch	normalsichtig.
Entoderm	Darmblatt.
Epidermis	Oberhaut.
Epithel	ein- oder mehrschichtige Zellenlage.
Follikelepithel	Zellenschicht, welche das Ei im Eierstock umgibt und das Chorion ausscheidet.
Ganglion	Nervenknoten, Anhäufungen von Ganglienzellen (Nervenzellen) und Nervenfasern.
Gladius	Schwertförmiger Skeletteil aus Konchin.
Gonade	Geschlechtsdrüse.
Hektokotylus	Geschlechts-, Begattungsarm.
Hämozyanin	kupferhaltiger Farbstoff des Blutes der Tintenfische.
Haemoglobin	eisenhaltiger, roter Blutfarbstoff der Wirbeltiere.
hypermetropisch	übersichtig, weitsichtig.
Hypoxanthin	Verbindung der Harnsäuregruppe.
Infundibulum	Trichter.
Iris	Regenbogenhaut.
Iridocyten	Flitterzellen.
Iridosomen	Flittern in obigen.
Kalmar	deutsche Bezeichnung für Loligo (ital. calamaio = Tintenfaß).
Konchin (Conchiolin, Conchyolin)	mit kohlensaurem Kalk imprägnierte, organische Substanz in den Schalen der Weichtiere.
Limitanszellen	Grenzzellen.
Macula	eig. Fleck.; m. statica Sinnesplatte.
matrix	Mutterboden in Form einer Zellschicht.
meroblastische Eier	Eier, bei denen die Masse des Nahrungsdotters zu groß geworden ist, als daß sie von den bei der Teilung wirksamen Kräften geteilt werden könnte, bei denen daher der Furchungsprozeß sich allein auf den Bildungsdotter beschränkt, während der Nahrungsdotter ungeteilt bleibt.

median	in der Mittelebene des Körpers gelegen.
Mesenterien	Gekröse, Falten des Bauchfelles zur Befestigung des Darmes.
Mikropyle	an den unbefruchteten Eiern eine die Eihäute durchsetzende feine Öffnung.
Myopsiden	Tintenfische mit geschlossener Hornhaut (gr. myein schließen).
Nephridien	Schleifenkanäle, Rohrnieren der Ringelwürmer u. a.
Nidamentaldrüsen	Drüsen, die ein klebriges zur Umhüllung und Befestigung der Eier dienendes Sekret liefern.
Octopoden	Achtfüßler.
Odontoblasten	Bildungszellen des Zahnbeines.
Oigopsiden	Tintenfische mit offener Hornhaut (gr. oigein öffnen).
Oocyte	Eizelle.
Oogonien	Ureizellen.
Otozyste	Hörbläschen.
Pancreas	Bauchspeichel-, Gekrösdrüse der Wirbeltiere.
Perikard	Herzbeutel; bei Mollusken die sekundäre Leibeshöhle.
Pigment	körniger Farbstoff.
Polypus	Synonym von Octopus.
Pseudopodien	Scheinfüßchen, bewegliche und in ihrer Form veränderliche Fortsätze des Protoplasmaleibes.
Pulp	verdeutscht aus Polypus.
Pylorus	Pförtner.
Radula	Reibplatte.
Reflektor	Spiegelschicht.
Retina	Netzhaut.
retikulär	netzförmig.
Rostrum	Dorn, Kegel.
Sclerotica	Schutz- oder Sehnenhaut des Auges.
Sinus	Höhlung (eig. Busen).
Sipho	Mit Blutgefäßen ausgestatteter Strang am Hinterende von Nautilus und Spirula.
Spermatogonien	Ursamenzellen.
Spermatozyten	Samenmutterzellen.

Sphaere	ein Teil des Kernapparates, bes. in Geschlechtszellen.
Statolith	Gleichgewichtssteinchen (fälschlich Hörsteinchen).
Stellarganglion	Sternförmiges Ganglion.
Subradularorgan	Ein Organ unter der Reibplatte.
sympathisches Nervensystem	selbständiger Teil des Nervensystems, der besonders den Darmkanal versorgt.
Tetrabranchia	Vierkiemer.
telolezithale Eier	Eizellen, bei denen der Bildungsdotter hauptsächlich an dem einen (animalen) Pol zusammengedrängt (endständig) liegt, während an dem anderen (vegetativen) der Nahrungsdotter überwiegt.
Trompe	französisch, Trompete
Urogenitalsystem	Harngeschlechtsapparat.
Vas deferens	Samenleiter.
Zentral	bauchseitig.
ventrikel	Herzkammer.
Viliarring	Strahlenring.

Register.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01470 3029